

UNTERSUCHUNGEN ZUR
RÄUBER-BEUTE-BEZIEHUNG
ZWISCHEN FLEDERMÄUSEN UND
NACHTFALTERN
IN SÜDINDIEN

Michael Eckrich

Disbui. München

1988





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554816_0059

UNTERSUCHUNGEN ZUR RÄUBER-BEUTE-BEZIEHUNG ZWISCHEN
FLEDERMÄUSEN UND NACHTFALTERN
IN SÜDINDIEN.

Dissertation
an der
Fakultät für Biologie
der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Michael Eckrich
aus
Klein-Auheim (Hanau 8)

München, Januar 1988

1. Gutachter: Prof. Dr. G. Neuweiler
2. Gutachter: Prof. Dr. G. Schuller

Tag der mündlichen Prüfung: 29.3.1988

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Einführung	1
1.2	Schutz der Nachtfalter gegen Fledermäuse	2
1.3	Gehör bei Nachtfaltern	4
1.4	Nachtfalter als Beute von Fledermäusen	6
1.5	Vorarbeiten	7
1.6	Zielsetzung	9
2	Material und Methoden	10
2.1	Untersuchungsgebiet	10
2.2	Fang der Insekten mit Lichtfallen	10
2.2.1	Erfassung des Insektenangebotes	10
2.2.2	Auswertung der Insektenfänge	12
2.2.3	Permanenter Lichtfang auf dem Campus	13
2.3	Kotprobenanalyse	14
2.3.1	Sammeln der Kotproben	14
2.3.2	Auswertung	15
2.4	Fütterversuche	16
2.4.1	Versuchstier <u>Hipposideros bicolor</u>	16
2.4.2	Andere Fledermaus-Arten	18
2.4.3	Auf Diät gezüchtete Arctiidae	19
2.4.4	Reines PA auf Nachtfaltern	19
2.5	Audiogramme	20
2.5.1	Versuchsanordnung	20
2.5.2	Durchführung	21
2.6	Lautaufnahmen	23
2.6.1	Aufnahme	23
2.6.2	Intensitätsmessung	23
2.6.3	Lautauswertung	23
2.7	Bestimmung der Arten	24
3	Ergebnisse	27
3.1	Das Insektenangebot	27
3.1.1	Die Insektenpopulation im Jahresverlauf	27
3.1.2	Verschiebung Nachtfalter vs. Grillen	29
3.1.3	Anteil hörfähiger Falter im Jahresverlauf	31
3.1.4	Anteil ungenießbarer Falter im Jahresverlauf	32
3.1.5	Auftreten der Nachtfalter im Nachtverlauf	35

3.2	Das Beutespektrum der Fledermäuse	38
3.2.1	Artspezifische Unterschiede in der Nahrung	38
3.2.2	Saisonaler Wechsel in der Nahrung	42
3.3	Der Schutz der Nachtfalter vor Fledermäusen	44
3.3.1	Fütterversuche mit gefangenen Nachtfaltern	44
3.3.2	Auf Diät gezogene Arctiiden	60
3.3.3	Nachtfalter mit PA	61
3.3.4	Der Wehrschaum der Hypsiden und Arctiiden	62
3.3.5	Die Gattung <u>Euproctis</u>	63
3.3.6	Ausschaltung der Lauterzeugung	66
3.4	Das Hörvermögen der Nachtfalter	67
3.4.1	Die Hörcharakteristika der Arten	67
3.4.2	Hören im hochfrequenten Ultraschallbereich	68
3.4.3	Abstimmung des Gehörs auf hohe Frequenzen	71
3.4.4	Die Hörcharakteristika der Familien	74
3.4.5	Nachtfalter ohne Tympanalorgan	76
3.5	Lautäußerungen bei Nachtfaltern	77
3.5.1	Die Verbreitung von Lautäußerungen	77
3.5.2	Laute von Tymbal- oder ähnlichen Organen	77
3.5.3	Laute von Stridulationsorganen	85
3.5.4	Andere Arten der Lauterzeugung	91
4	Diskussion	94
4.1	Einführung in die Diskussion	94
4.2	Die Nahrung der Fledermäuse	95
4.3	Fütterversuche	103
4.4	Das Hörvermögen der Nachtfalter	113
4.5	Lautäußerungen	118
4.6	Allgemeine Diskussion	125
5	Zusammenfassung	133
5.1	Insektenangebot	133
5.2	Nahrungsanalyse	133
5.3	Fütterversuche	135
5.4	Gehör	136
5.5	Lautäußerungen	137
6	Literaturverzeichnis	139

1. Einleitung

1.1 Einführung

Mit dem Nachweis der Echoortung bei den Fledermäusen (Mammalia: Chiroptera) durch Griffin (1944), avancierten diese zu einem beliebten Versuchstier für verhaltens- und neurophysiologische Fragestellungen. Untersuchungen zum Beutespektrum dokumentieren die Bedeutung der Nachtfalter (Lepidoptera: Heterocera) als Nahrung vieler insektivorer Fledermäuse (vergl. Kapitel 1.4). Schaller und Timm (1950) zeigten, daß verschiedene Nachtfalter mit ihren Tympanalorganen Ultraschall hören und spezifisch darauf reagieren. Damit war ein besonders schönes System zur Untersuchung von Räuber-Beute-Interaktionen gefunden. Besonders die Arbeiten von Kenneth Roeder (1962 bis 1974) trugen maßgebend zum Verständnis des Gehörsinns und des Fluchtverhaltens der Nachtfalter bei. Angeregt durch die Untersuchungen von Blest et al. (1963) und Webster und Durlach (1963) zeigten Dunning und Roeder (1965), daß die von den Bärenspinnern (Arctiidae und Ctenuchidae) erzeugten Ultraschallpulse den Fangerfolg von Fledermäusen deutlich vermindern. Damit war indirekt gezeigt, daß die Bärenspinner, unter denen sich auch viele ungenießbare Arten befinden (Beebe und Kenedy 1957; Blest 1964), in der Lage sind sich aktiv vor den Fledermäusen zu schützen.

Inzwischen liegen Übersichtsartikel über akustische Aspekte der Räuber-Beute-Beziehung zwischen Fledermäusen und Nachtfaltern vor (Fenton und Fullard 1981; Miller 1982, 1983; Spangler 1988); andere Schutzmechanismen der Nachtfalter sind aber kaum untersucht. Besonders systematische Untersuchungen über die Verbreitung von Schutzmechanismen gegen Fledermäuse in einer Nachtfalter-Population fehlen fast gänzlich. Lediglich Roeder (1962) untersuchte das Verhalten freifliegender Nachtfalter auf künstliche Ultraschallpulse unter Freilandbedingungen.

1.2 Schutz der Nachtfalter gegen Fledermäuse

Die Räuber-Beute-Beziehung zwischen Fledermäusen und Nachtfaltern besteht schon sehr lange, denn schon vor 50 Millionen Jahren wurde den Nachtfaltern nachweislich von Fledermäusen nachgestellt (Richter und Storch 1980). Es ist nicht bekannt, wie weit und mit welchen Mitteln sich die Nachtfalter im Eozän vor Fledermäusen schützten. Für die heute existierenden Arten sind Anpassungen zum Schutz vor Räubern mittels des Gehörs, optischer Signale, akustischer Signale und chemischer Ungenießbarkeit bekannt.

Optische Signale in Form auffälliger Färbung oder Zeichnung finden sich bei verschiedenen Nachtfalter-Familien. Für die Augenflecke bei Saturniiden und einigen Sphingiden konnte eine abschreckende Wirkung ("protective display") auf optisch orientierte Freßfeinde gezeigt werden (Blest 1957). Besonders unter den Arctiiden und Ctenuchiden finden sich viele aposematisch gefärbte Arten. Phillips (1931, und in Poulton 1932) zeigte durch Fütterversuche, daß aposematisch gefärbte Lepidopteren in der Mehrzahl von Schlankloris abgelehnt werden. Für Nachtfalter sind diese optischen Signale von Bedeutung, wenn sie von tagaktiven Räubern aufgestöbert werden; wie weit sie auch auf Fledermäuse wirken ist nicht bekannt.

Chemische Schutzmechanismen zur Verteidigung vor Angreifern finden sich in sehr vielen Gruppen der Arthropoden (als Übersicht siehe: Eisner 1970; Blum 1981). Viele Lepidopteren schützen sich durch toxische Substanzen, die in ihrem Körper nachweisbar sind. Solche Stoffe sind z.B. Herzglykoside, Histamin, Acetylcholin, Hydrogencyanid und Alkaloide (Huheey 1984). Alkaloide gehören zu den sekundären Pflanzenstoffen und werden von den Raupen über die Nahrung aufgenommen und im Körpergewebe akkumuliert (Aplin et al. 1968; Rothschild et al. 1979). Für den Monarch-Falter (Danaus plexippus) ist die Aufnahme von sekundären Pflanzenstoffen (Herzglykoside) und der damit erreichte Schutz vor Freßfeinden (Vögel) beispielhaft untersucht (Brower 1969).

Während der chemische Schutz bei den Tagfaltern inzwischen sehr gut untersucht ist (Brower 1984), ist über die Nachtfalter noch sehr wenig bekannt. An Amphibien, Reptilien und Vögel verfütterte Nachtfalter zeigen, daß sich besonders unter den Arctiiden und den Ctenuchiden viele ungenießbare Arten befinden (z.B. Beebe und Kenedy 1957; Blest 1964). Freilandbeobachtungen an Vögeln von Collins und Watson (1983) bestätigen die Fütterversuche dagegen nur teilweise, denn manche Vögel (z.B. Fliegenschnäpper) scheinen gegenüber diesen ungenießbaren Arten toleranter zu sein als andere.

Für die Gruppe der Pyrolizidin-Alkaloide (PA), die in vielen Arctiiden nachgewiesen werden konnten (Rothschild et al. 1979), ist zusätzlich die Bedeutung als Pheromonvorstufe und eine Funktion in der Morphogenese der Coremata bei dem Bärenspinner Cretonotos gangis bekannt geworden (Boppré und Schneider 1985). Sekundäre Pflanzenstoffe wie PA werden bei der Paarung mit der Spermatophore an das Weibchen übergeben (Dussourd et al. 1984) und dieses legt Eier ab, die dann einen Teil dieses Stoffes enthalten. Für die Gattung Rhodogastria ist bekannt, daß die Imagines PA aktiv von PA-haltigen Pflanzen aufnehmen (Boppré 1986).

Viele Bärenspinner (Arctiidae) erzeugen auch ein akustisches Signal (Klicks), welches Fledermäuse davon abhält, sie zu fangen (Dunning und Roeder 1965). Eine zwischenartliche Signalfunktion dieser Klicks, als Warn- oder Störsignal für Fledermäuse, wird bislang nur für die Arctiidae und Ctenuchidae vermutet (Dunning 1968; Fullard 1977; Fullard et al. 1979; Surlykke und Miller 1985), obwohl auch von den Agaristidae, Lymantriidae, Noctuidae, Pyralidae, Sphingidae und sogar den Nymphalidae Lautäußerungen bekannt sind (Agee 1971; Baily 1978; Copsill 1939; Gwynne und Edwards 1986; Hannemann 1956, 1957; Kay 1969; Krüger 1913; Mohl und Miller 1976; Robinson und Robinson 1972; Spangler 1986, in Druck; Spangler et al. 1984; Surlykke und Gogala 1986). Die auffallend hohe Zahl von Berichten über Lautäußerungen bei Lepidopteren wirft die Frage auf, wie weit ihnen auch eine Bedeutung in der innerartlichen

Kommunikation zukommt, wie sie Beobachtungen (Conner 1987; Dahm et al. 1971; Peter 1912; Portilla et al. 1987) vermuten lassen, bzw. für verschiedene Pyraliden inzwischen nachgewiesen ist (Spangler 1988).

1.3 Gehör bei Nachtfaltern

Es ist seit langem bekannt, daß viele Insekten, einschließlich der Lepidopteren, Ultraschall hören können (Autrum 1940; als Übersicht siehe Michelsen 1974). Für Nachtfalter, Grillen und Florfliegen (Planipennia) konnte zudem gezeigt werden, daß sie gezielte Fluchtmanöver einleiten, wenn sie Echoortungslauten von Fledermäusen oder künstlichen Ultraschallpulsen ausgesetzt werden (Roeder 1962; Miller und Olesen 1979; Nolen und Hoy 1986). Sogar räuberische Insekten, wie die Gottesanbeterin (Mantis religiosa) besitzen ein "Ohr" (Yager und Hoy 1986), und auch bei ihnen wird inzwischen akustisch auslösbares Fluchtverhalten vermutet (Yager pers. Mitt.).

Die Lepidopteren stellen neben den Orthopteren diejenige Insektengruppe dar, bei der "Ohren" am weitesten verbreitet und polyphyletischen Ursprungs sind. In der Überfamilie Noctuoidea befindet sich das Tympanalorgan im Metathorax, während es bei den Geometroidea und Pyraloidea im ersten Abdominalsegment liegt (Eggers 1919). Die Morphologie der Tympanalorgane wurde u.a. beschrieben von: Eggers (1919), Kennel und Eggers (1933), Sick (1937), Coro (1986). Dagegen fungiert bei den Chaerocampinen, einer Unterfamilie der Schwärmer (Sphingidae), der distale Lobus des Pilifer als "Ohr" (Roeder et al. 1970).

Ausgehend von elektrophysiologischen Untersuchungen des Gehörs bei Lepidopteren, berechneten Fenton und Fullard (1979), daß 85% aller Makrolepidoptera-Arten in Ontario, Kanada und 94% im südlichen Afrika hörfähig sind. Da bislang nur wenige Fälle innerartlicher akustischer Kommunikation bei Lepidopteren vermutet werden (Peter 1912; Dahm et al.

1971; Spangler et al. 1984; Gwynne und Edwards 1986; Surlykke und Gogala 1986; Conner 1987; Portilla et al. 1987), deutet der hohe Prozentsatz hörfähiger Nachtfalter auf eine Anpassung an den Jagddruck durch insektivore Fledermäuse hin. Anhand von Freilandbeobachtungen errechneten Roeder und Treat (1961) für Nachtfalter, die Ausweichmanöver durchführen, eine um 40% höhere Chance, einer Fledermaus zu entkommen, gegenüber Arten, die das nicht tun. Hörfähige Arten haben also einen deutlichen Selektionsvorteil gegenüber nicht hörfähigen Arten.

Mit einfachen Versuchen untersuchte Eggers (1926) den Gehörsinn bei Nachtfaltern und vermutete einen Zusammenhang mit Fluchtverhalten. Schaller und Timm (1950) konnten zeigen, daß Nachtfalter mit spezifischen Verhaltensantworten auf Ultraschallreize reagieren und Haskell und Belton (1957), sowie Roeder und Treat (1957) studierten das Gehör der Nachtfalter mit elektrophysiologischen Techniken. Roeder (1962, 1967) zeigte dann auch, daß Nachtfalter mit einem bimodalen Fluchtverhalten auf Ultraschallpulse unterschiedlicher Intensität reagieren können.

Die mögliche Wechselwirkung zwischen den Echoortungslauten der Fledermäuse und dem Hörvermögen der Nachtfalter ist seit einigen Jahren Thema von Untersuchungen und Diskussionen. Es wird vermutet, daß in Gebieten mit reicher Fledermausfauna das Gehör der Nachtfalter empfindlicher und breitbandiger abgestimmt ist, als in Gebieten mit nur wenig verschiedenen Fledermaus-Arten (Fenton und Fullard 1981; Fullard 1982; Fullard et al. 1983). Diese Vermutung scheint jedoch nicht uneingeschränkt zuzutreffen, denn Surlykke (1986) konnte zeigen, daß auch Nachtfalter in einer Region ohne Fledermäuse ein gutes Hörvermögen aufweisen. Bei den zu diesem Thema durchgeführten Untersuchungen wurden bislang aber nie die spezifischen biologischen Anpassungen (Lebensraum, Lebensdauer und Verhalten) der unterschiedlichen Nachtfaltergruppen berücksichtigt.



1.4 Nachtfalter als Beute von Fledermäusen

Untersuchungen zu den Ernährungsgewohnheiten bzw. Beutespektren zeigen, daß Nachtfalter eine wichtige Rolle für die Ernährung vieler tropischer Fledermaus-Arten spielen (Belwood und Fullard 1984; Black 1979; Fenton et al. 1977; Vestjens und Hall 1977; Whitaker und Black 1976, um nur einige zu nennen). Dabei fällt auf, daß sich unter diesen Arten viele Rhinolophiden und Hipposideriden (CF-Fledermäuse) befinden (vergl. Eckrich und Neuweiler in Druck; Fenton et al. 1977; Vestjens und Hall 1977; Whitaker und Black 1976).

Aber die Bedeutung der Nachtfalter als Nahrungsquelle ist keinesfalls auf CF-Fledermäuse oder die Tropen beschränkt. Vergleichende Untersuchungen an Fledermaus-Gesellschaften in den gemäßigten Zonen Amerikas bestätigen auch dort die wichtige Rolle der Nachtfalter als Beutetiere (Black 1974; Griffith und Gates 1985; Warner 1985). Und in Europa finden sich ebenfalls Fledermaus-Arten, die Nachtfalter als Nahrung bevorzugen, z.B. Plecotus sp. (Bauerova 1982; Swift und Racey 1983).

Für einige tropische Fledermaus-Arten konnte gezeigt werden, daß der Anteil der Nachtfalter in der Nahrung abhängig von der Jahreszeit (z.B. Regen- und Trockenzeit) stark schwankt (Fenton und Thomas 1980; LaVal und LaVal 1980b). Bislang fehlen aber Untersuchungen, die den jahreszeitlichen Verlauf der Ernährungsgewohnheiten einer tropischen Fledermaus-Gesellschaft - besonders in Bezug auf die Nachtfalter -, bei gleichzeitiger Erfassung des Insektenangebotes dokumentieren.

Die Untersuchungen von Dunning (1968) zeigen, daß nicht alle Bärenspinner (Arctiidae) für Fledermäuse ungenießbar sind. Untersuchungen zum Nahrungsspektrum ergaben, daß einige Bärenspinner durchaus von Fledermäusen erbeutet und gefressen wurden (Advani 1980, 1981a, b, 1982, 1983a; Arnold 1983; Bauerova 1982). Die Arctiiden können also nicht als

generell ungenießbar hingestellt werden. Es stellt sich die Frage, wie hoch der Anteil genießbarer Arten unter ihnen ist und ob es nicht auch unter anderen Nachtfalter-Familien ungenießbare Arten gibt, wie schon von Goldman und Henson (1977) und von Link, et al. (1986) angedeutet wurde.

1.5 Vorarbeiten

Die Untersuchungen wurden am Campus der Madurai Kamaraj University (Indien) durchgeführt, da für dieses Gebiet durch die Untersuchungen von Habersetzer (1983) die Fledermaus-Fauna bekannt ist und eigene Vorarbeiten (Eckrich 1984) die Bedeutung der Nachtfalter als potentielle Beutetiere für Fledermäuse zeigen.

In der Umgebung von Madurai sind neun Arten von Fledermäusen häufig anzutreffen. Wie Habersetzer (1983) zeigte, bevorzugen die einzelnen Arten verschiedene Jagd-areale, gestaffelt nach Höhe und Abstand von schall-reflektierenden Strukturen, wie Bäumen oder Gebäuden. Die relativ großen und schnell fliegenden Arten Taphozous kachhensis, T. melanopogon und Tadarida aegyptiaca jagen ausschließlich im freien Luftraum, ab einer Höhe von etwa fünf Meter und immer weit entfernt von jeglicher Vegetation. Ähnlich verhält sich auch Rhinopoma hardwickei, sie fliegt aber etwas langsamer und nähert sich auch der Vegetation oder dem Boden. Die beiden Pipistrellus-Arten, Pipistrellus dormeri und P. mimus, jagen sowohl im freien Luftraum, als auch um Gebäude. Im Gegensatz dazu stehen die beiden Hipposideros-Arten, H. speoris und H. bicolor, die fast ausschließlich um und in Vegetation oder Gebäuden jagen, wobei sich die kleinere H. bicolor als wendiger erweist und mehr als H. speoris im Blattwerk von Bäumen oder Büschen jagt. Als zeitweise carnivore Fledermaus-Art (Advani 1981, Prakash 1959) soll Megaderma lyra hier nicht näher betrachtet werden, obwohl auch sie Insekten im Flug fängt und sehr wohl in der Lage ist zwischen un- und genießbaren Nachtfaltern zu unterscheiden (Eckrich eigene Beobachtungen).

Mit Ausnahme der beiden Hipposideros-Arten liegt die Schallenergie der Echoortungslaute dieser Fledermaus-Arten hauptsächlich in einem Frequenzband von 15 bis 60 kHz. In diesem Frequenzbereich zeigen auch die Hörschwellen dieser Arten die niedrigsten Antwortschwellen (Neuweiler et al. 1984). H. speoris hat einen CF-FM Echoortungslaut (CF = konstantfrequent, FM = frequenzmoduliert) mit einer CF-Frequenz zwischen 127 und 138 kHz. Für H. bicolor liegt die CF-Frequenz zwischen 147 und 159 kHz (Habersetzer et al. 1984). Der Bereich besten Hörens liegt aber auch für diese beiden Arten in dem oben angegebenen Bereich (Neuweiler et al. 1984).

Die Untersuchung des Insektenangebotes für die Fledermäuse in Madurai, zu Beginn der Trockenzeit (Februar bis April), ergab eine Besonderheit im Auftreten der Nachtfalter (Eckrich 1984). Während alle anderen Insektenordnungen, abhängig vom Biotop, in schwankender Menge auftraten, zeigte sich bei den Nachtfaltern eine gewisse Kontinuität bezüglich der gefangenen Anzahl und deren Biomasse in den verschiedenen Biotopen. Eine weitere Auffälligkeit zeigen die Nachtfalter in ihrem Aktivitätsmuster. Am frühen Abend und am frühen Morgen war ihre Anzahl in der Lichtfalle gering, während sie in den dazwischenliegenden Stunden in gleichbleibender Menge gefangen wurden. Im Gegensatz dazu zeigten die anderen häufigen Insektenordnungen, mit Ausnahme der Grillen (Saltatoria), einen inversen Aktivitätsverlauf in den Lichtfängen. Trotz ihrer relativ geringen Stückzahlen war der Anteil der Nachtfalter an der Biomasse immer relativ hoch, d.h. Nachtfalter sind mittelgroße bis große Insekten. Diese Beobachtungen zu den Nachtfaltern in Madurai legen den Gedanken nahe, daß sie eine ideale Beute für insektivore Fledermäuse darstellen müßten.

1.6 Zielsetzung

Mit dieser Studie sollen erstmals, für ein bezüglich der Fledermaus-Fauna gut untersuchtes Gebiet, die dort vorkommenden Nachtfalter, bzw. deren Anpassungen zum Schutz vor insektivoren Fledermäusen, erfaßt werden. Durch einen holistischen Ansatz soll versucht werden quantifizierte Aussagen über die Verbreitung dieser Anpassungen in der Nachtfalter-Population, sowie deren jahreszeitlichen Verlauf, zu machen.

Dazu sollen folgende Bereiche näher untersucht werden:

- Anhand von Kotprobenanalysen soll festgestellt werden, wie hoch der Anteil der Nachtfalter in der Nahrung einzelner Fledermaus-Arten ist, und welche saisonalen Wechsel auftreten.

- Parallel dazu sollen mit einer Lichtfalle gefangene Insekten die Bedeutung der Nachtfalter als Nahrungsquelle, sowie deren saisonale Schwankungen aufzeigen, um einen Vergleich des Nahrungsangebotes mit der tatsächlichen Nahrung der Fledermäuse zu ermöglichen.

- Ungenießbare Nachtfalter-Arten sollen durch Verfüttern an Fledermäuse erfaßt und ihr Anteil über die Insektenfänge quantifiziert werden. Parallel zu diesen Fütterversuchen durchgeführte Lautaufnahmen sollen zeigen, ob auch andere Nachtfalter als die Bärenspinner akustisch mit Fledermäusen kommunizieren.

- Durch mit elektrophysiologischen Methoden gemessene Audiogramme sollen evtl. Adaptationen des Gehörs der Nachtfalter an die Echoortungslaute der Fledermäuse ermittelt werden. Und auch hier soll der Anteil hörfähiger Tiere über die Insektenfänge quantifiziert werden.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden von März 1985 bis Januar 1986 (die Insekten- und Kotprobensammlung erstreckte sich bis März 1986) an der Madurai Kamaraj Universität in Madurai (Tamil Nadu, Indien) durchgeführt. Madurai liegt 09°58' nördlicher Breite und 78°10' östlicher Länge. Beschreibungen des Untersuchungsgebiets (Abb. 1) finden sich bei Habersetzer (1983) und Eckrich (1984).

Das Klima im Untersuchungsgebiet ist als semiarid einzustufen, mit nennenswerten Regenfallen nur während der Zeit des Nordostmonsuns (September - November, Abb. 2). Wie schon im Jahr zuvor blieb der Monsun 1985 im Untersuchungsgebiet deutlich hinter dem Niederschlagssoll zurück (im Madurai District -20 bis -59%, The Hindu, Ausgabe vom 29.11.85), was starke Einflüsse auf die Größe der Insektenpopulation erwarten läßt. Die niedrigsten Temperaturen werden im Dezember gemessen (Abb. 2). Von da an steigt die Temperatur stetig an und erreicht im Mai ihr Maximum (maximale am Campus gemessene Temperatur: 42,8°C am 2.5.85). Die Tageslänge schwankt im Untersuchungsgebiet um etwa eine Stunde im Verlauf des Jahres (vergl. Usman 1981).

2.2 Fang der Insekten mit Lichtfallen

2.2.1 Erfassung des Insektenangebotes

Zur Erfassung der saisonalen Änderungen im Insektenangebot wurden im Abstand von etwa zwei Wochen in einem Trockenbiotop (KKB, Abb. 1), am Nordhang des Nagamalai-hill, Insekten gefangen. Dazu wurde eine Lichtfalle mit einer Quecksilberdampflampe (Osram HQL 125W) verwendet, die mit einem Honda E300 Generator betrieben wurde. Die methodischen Einzelheiten sind bereits von Eckrich (1984) beschrieben.

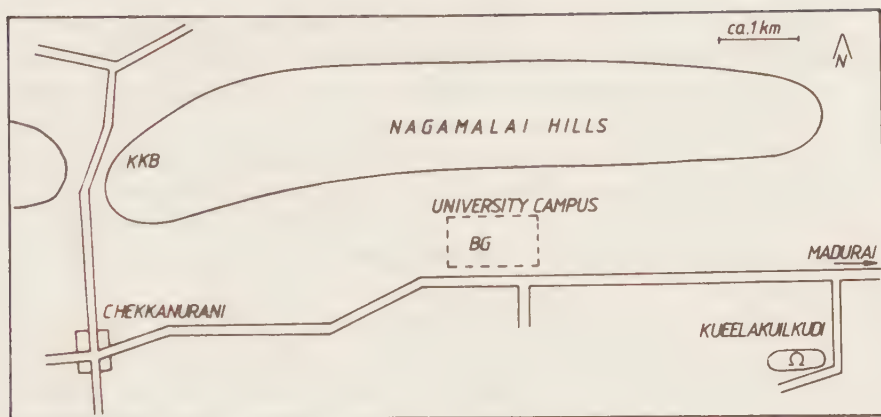


Abb. 1: Skizze des Untersuchungsgebiets. KKB Position der Lichtfalle zur Erfassung der saisonalen Schwankungen in der Insektenpopulation. BG Position des "Leuchtturms" im Botanischen Garten der Universität Madurai. KUEELAKUULKUDI Lage der Höhlen, an denen die Fledermäuse gefangen wurden.

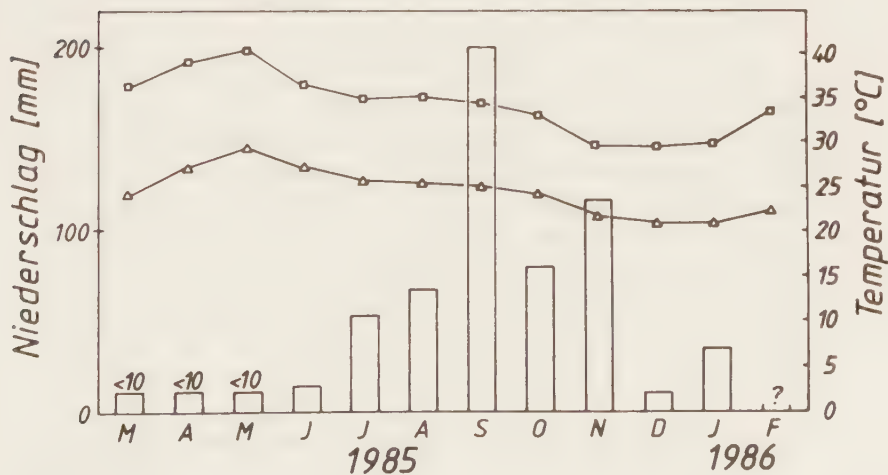


Abb. 2: Klima im Untersuchungsgebiet. Für den Zeitraum von März 1985 bis Februar 1986 ist die über den Monat gemittelte höchste Tagestemperatur (Quadrate), die niedrigste Nachttemperatur (Dreiecke) und die Niederschlagsmenge in Millimeter pro Monat (Säulen) aufgetragen. ? Die Niederschlagsmenge für den Februar 1986 wurde nicht gemessen.

Dieser weit vom Fangort der Fledermäuse gelegene Biotop wurde ausgewählt, da er sich bei Voruntersuchungen (Eckrich 1984) durch die größte Insektenvielfalt und den geringsten anthropomorphen Einfluß hervorhob.

Die mit der Lichtfalle gefangenen Insekten wurden am Fangort, in Abständen von einer Stunde, in Plastikdosen verpackt und am darauf folgenden Morgen in 70%igen Athanol eingelegt.

Während der Insektenfangnachte wurden die Temperatur und die relative Windgeschwindigkeit alle 30 min registriert. Zur Messung der Umgebungstemperatur wurde ein handelsübliches Laborthermometer in einer Höhe von 30 cm über dem Erdboden fixiert. Die Windgeschwindigkeit wurde mit einem Handmeßgerät (Lambrech, Göttingen) gemessen, aufgrund des Alters des benutzten Gerätes muß aber an dessen Eichung gezweifelt werden. Aus diesem Grund sind in Abb. 3 nur relative Windgeschwindigkeiten angegeben. Die Mondphasen, sowie die Zeit von Mondaufgang und -untergang wurden vor Ort notiert.

Aufgrund gelegentlicher Defekte am Jeep und am Generator konnte der zwei Wochen-Rhythmus nicht immer eingehalten werden. Während die Lichtfalle in der Regel von 18.30 Uhr bis zum Sonnenaufgang betrieben wurde, mußte der Insektenfang am 03.11.85 schon um Mitternacht abgebrochen werden, da schwere Regenschauer einsetzten, die Lichtfalle aber nicht für den Betrieb bei Regen ausgelegt war.

2.2.2 Auswertung der Insektenfänge

Die Auszählung der gefangenen Insekten erfolgte am Zoologischen Institut der Universität München. Dazu wurde zunächst der Alkohol abgesaugt und die Insekten dann unter einem Auflichtmikroskop nach Ordnungen getrennt. Ordnungen, die mit großen Individuenzahlen vertreten waren, wurden per Hand ausgezählt, oder es wurde bei größeren Mengen eine

Probe von 100 Individuen herangezogen und nach dem Abwiegen auf die Gesamtanzahl zurückgerechnet. Nach diesem Modus wurden z.B. die Coleoptera und die Heteroptera ausgezählt. Ordnungen, die nur eine geringe Individuenzahl aufwiesen (z.B. Dermaptera, Trichoptera und Isoptera), oder deren Biomasse gering war (z.B. Diptera und Homoptera), wurden zusammengefaßt. Dagegen wurden die Lepidoptera und Saltatoria individuell registriert. Die Saltatoria wurden in Grillen, Maulwurfsgrillen und Heuschrecken unterschieden. Die Lepidopteren wurden nach den aus den Fütterversuchen abgeleiteten Kriterien "genießbar, fakultativ genießbar und ungenießbar" (vergl. Kapitel 3.3.1) und "mit oder ohne funktionsfähige Ohren" auf Familienniveau erfaßt. Die Vertreter der Familien Arctiidae, Ctenuchidae, Hypsidae, Agaristidae und Lymantriidae wurden, wenn bekannt, bis zur Art bzw. Gattung bestimmt.

Nach dem Auszählen wurden die Insekten, getrennt nach den oben aufgeführten Kriterien, in einem Wärmeschrank bei 60°C für 24 Stunden getrocknet. Sie wurden dann aus dem Wärmeschrank entnommen und sofort auf einer Laborwaage (Sartorius 1602MP) gewogen (Genauigkeit: $\pm 0,1$ mg).

Von den 24 Fangnächten wurden aufgrund des hohen Zeitbedarfs nur jede zweite ausgewertet, so daß der Jahreszyklus im Insektenangebot aus Messpunkten mit etwa monatlichem Abstand dargestellt werden kann. In Abb. 3 wurde dafür die Anzahl bzw. das Gewicht der Insekten pro Stunde gewählt, da die Nachtlänge im Untersuchungsgebiet im Jahresverlauf um etwa eine Stunde schwankt und dies zu leichten Verzerrungen bei Angaben für die ganze Nacht führen würde.

2.2.3 Permanenter Lichtfang auf dem Campus

Die für die Fütterversuche und zur Messung der Audiogramme benötigten Nachtfalter wurden an einem im Botanischen Garten fest installiertem "Leuchtturm" (Müller 1970) gefangen. Dieser bestand aus einem Gazezyylinder von 180 cm

Höhe und 90 cm Durchmesser, in dessen Zentrum eine Leuchtstoffröhre (Sylvania F8T5/BLB) montiert war. Der Vorteil dieser Lichtanordnung liegt darin, daß sich die meisten anfliegenden Falter nach kurzer Zeit ruhig an die Gaze setzen. Mit einer Taschenlampe können die Nachtfalter dann inspiziert und in kleinen Plastikdosen gesammelt werden. Die Lampe wurde per Zeitschaltuhr allabendlich um 18 Uhr ein- und nach Mitternacht abgeschaltet.

Zusätzlich wurden Nachtfalter an und in den Fakultätsgebäuden von der Beleuchtung abgesammelt oder von den Fangnächten am KKB mitgebracht.

2.3 Kotprobenanalyse

2.3.1 Sammeln der Kotproben

Um die Nahrungsgewohnheiten der in Madurai häufigen Fledermaus-Arten zu bestimmen, wurde deren Kot untersucht, nicht aber Mageninhalte, da dafür Fledermäuse getötet werden müßten. Die fünf untersuchten Fledermaus-Arten, Hipposideros speoris, H. bicolor, Taphozous melanopogon, T. kachhensis und Rhinopoma hardwickei, waren alle in den Höhlen im Felsen bei Kueelakuilkudi, ca. drei Kilometer südöstlich des Campus (Abb. 1), zu finden. Im Abstand von je zwei Wochen, in der Regel ein bis zwei Tage nach dem Insektenfang, wurden zwischen 4 und 6 Uhr zur Höhle zurückkehrende Fledermäuse am Höhleneingang mit einem Fischernetz gefangen. Je fünf Individuen von einer Art wurden einzeln in Stoffbeuteln aufbewahrt, das Geschlecht notiert und nach etwa zwei Stunden wieder freigelassen. Die so gesammelten Kotproben wurden an der Luft getrocknet und bis zur weiteren Auswertung, eingeschweißt in Plastikfolie, aufbewahrt.

Aus arbeitstechnischen Gründen konnten nicht alle fünf Arten am gleichen Tag gefangen werden. Die Kotproben für Taphozous melanopogon und T. kachhensis wurde immer einen Tag nach denen der anderen drei Arten gesammelt. Durch die

Lage der Höhle von T. kachhensis war es jedoch nicht möglich, diese Tiere individuell zu fangen. Aus diesem Grund wurde Zeitungspapier unter den Hängeplätzen dieser Art ausgelegt und der darauf befindliche Kot nach Sonnenaufgang eingesammelt. Eine Kontaminierung mit Kot anderer Arten war nicht zu befürchten, da dieser sich deutlich in der Größe unterscheidet.

Für die anderen in Madurai häufigen Fledermaus-Arten wurden keine oder nur unregelmäßig Kotproben gesammelt. Tadarida aegyptiaca ist im Untersuchungsgebiet zwar zahlreich vertreten, wechselt aber in unvorhersehbarer Weise die Tagesquartiere. Für diese Art liegen Kotproben von fünf Tieren lediglich für den 16.08.85 vor. Pipistrellus mimus lebt in kleinen Gruppen in hohlen Bäumen oder Gebäuden und wechselt diese Quartiere nach Störung sehr oft. Aus diesem Grund liegen Kotproben von dieser Art nur für den 15.08., 17.08. und 09.09.85 vor. Für weitere in der Umgebung von Madurai vorkommende Fledermaus-Arten wurden keine Kotproben gesammelt.

2.3.2 Auswertung

Die gesammelten Kotproben wurden am Zoologischen Institut in München auf die enthaltenen Beutetiere (eingeteilt in die Beutegruppen: Insekten auf Ordnungsebene, sowie Raupen und Spinnen) untersucht. Von jeder Probe wurden 10 Kotbällchen in 70%igem Äthanol aufgeweicht und unter einem Auflichtmikroskop mit zwei Präpariernadeln aufgeschlossen. Bei kleineren Proben wurden alle Kotbällchen analysiert. Jedes Kotbällchen wurde getrennt untersucht und die relative Häufigkeit identifizierbarer Fragmente der verschiedenen Insektenordnungen, graduert in vier Stufen ("nicht vorhanden, vorhanden, häufig und dominierend"), notiert. Den Häufigkeitsstufen wurde ein Zahlenwert zwischen 0 und 3 zugeordnet und diese für alle 10 Kotbällchen pro Beutegruppe addiert. Der Anteil jeder Beutegruppe an der gesamten Kotprobe wird als Prozentwert aus der Summe aller Beute-

gruppen angegeben. Fragmente nicht identifizierbarer Beutetiere wurden nicht in die Berechnung einbezogen, da ihr Anteil mit <5% abgeschätzt wurde.

Durch diese Analysemethode besteht die Gefahr, daß große, hartschalige Insekten, wie z.B. Käfer oder Grillen, die mehr identifizierbare Fragmente hinterlassen, gegenüber kleinen weichhäutigen Insekten dominieren (Rabinowitz und Tuttle 1982). Aus diesem Grund wurden bei der Auswertung Fragmente von weichhäutigen Insekten (z.B. Nematocera), wenn vorhanden, eine Häufigkeitsstufe höher eingestuft. Für jede so ausgewertete Kotprobe wurde zusätzlich noch eine Abschätzung vorgenommen, wieviel Beutetiere sich in der Probe befanden. Für die Lepidoptera war dies aber nicht möglich, da bei diesen die Flügelschuppen als primäres Identifikationsmerkmal herangezogen wurden. Da die relative Häufigkeit der Flügelschuppen in einem Kotballchen nur schlecht einzustufen ist, wurde bei der Einstufung in die Kategorien häufig und dominierend der Anteil anderer Beutegruppen in der Probe berücksichtigt.

Zur Darstellung des Jahresverlaufs der Nahrungsgewohnheiten der untersuchten Fledermaus-Arten wurden die Prozentwerte der Kotprobenanalysen von den einzelnen Tieren für jedes Fangdatum gemittelt. Dies entfiel für die Proben von Taphozous kachhensis, da diese als eine Einheit ausgewertet wurden.

2.4 Fütterversuche

2.4.1 Versuchstier Hipposideros bicolor

Um den Anteil ungenießbarer Tiere unter den mit der Lichtfalle gefangenen Nachtfalter abschätzen zu können, wurden von April 1985 bis Januar 1986 frisch gefangene Nachtfalter an H. bicolor verfüttert und deren Reaktionen auf die verschiedenen Arten notiert. Diese relativ kleine Fledermaus-Art wurde als Versuchstier gewählt, da

Voruntersuchungen hohe Anteile von Lepidopteren im Kot dieser Art ergeben hatten (Eckrich, unpub.).

Insgesamt wurden 15 H. bicolor (4 Weibchen, 11 Männchen) in acht Gruppen zu diesen Versuchen herangezogen. Bis zu vier Tiere wurden gleichzeitig in einem mit Gaze bespannten Käfig mit den Maßen 40*40*80 cm gehalten. Am ersten Abend nach dem Fang wurden sie mit flatternden, mittels Pinzette gehaltenen Nachtfaltern gefüttert, die sie an der Käfigdecke hangend annahmen. Im Verlauf der ersten Nacht starben jedoch bis zu 50% der Tiere. Mögliche Ursache dafür ist Wassermangel, wenn die Tiere nicht sofort die Wasserschale finden. Nach der ersten kritischen Nacht dagegen, erwies sich H. bicolor als leicht zu haltendes und unempfindliches Versuchstier. Die Tiere waren in diesem relativ kleinen Käfig schon am zweiten Tag der Gefangenschaft in der Lage, fliegende Nachtfalter ohne sichtbare räumliche Behinderung zu fangen.

Die Fledermäuse wurden zwischen etwa 20 und 01 Uhr mehrmals mit frisch gefangenen Nachtfaltern gefüttert, die aus kleinen Plastikdosen in den Flugkäfig geleert wurden. Um die Versuche besser verfolgen zu können, wurden sie bei normaler Raumbelichtung (Leuchtstoffröhre 40W) durchgeführt, was die Fanghandlungen der Fledermäuse nicht sichtbar beeinflusste, denn bewegungslose Beutetiere wurden nie gefangen. Bei Rotlicht durchgeführte Kontrollfütterungen ergaben zudem keine feststellbaren Verhaltensänderungen der Versuchstiere gegenüber normaler Beleuchtung. In der Regel setzten sich die Nachtfalter sofort ruhig an die Käfigwände, einige wurden aber schon gefangen bevor sie sich niederlassen konnten. Die ruhenden Nachtfalter wurden dann durch leichtes Fingerschnippen an der Gaze zum Auffliegen gebracht, worauf die Fledermäuse sofort mit Anfliegen reagierten.

Die meisten durch diese Fütterversuche erhaltenen Daten stammen von einem H. bicolor-Pärchen (H.b.4), das über einen Zeitraum von sechs Monaten gehalten wurde. Durch das

dominierende Männchen ergab sich die besondere Situation, daß das körperlich schwächere Weibchen permanent hungrig war und nach wenigen Wochen im Versuch auch alle die Nachtfalter anflug und "probierte", die das Männchen ablehnte oder gar nicht beachtete. Dadurch konnte für einige Nachtfalter-Arten, die als ungenießbar gelten, festgestellt werden, wie hoch der Anteil ungenießbarer Individuen innerhalb einer solchen Art wirklich ist (siehe Kapitel 3.3.1). Alle aus den Fütterversuchen gewonnenen Daten werden zusammen dargestellt und nicht getrennt nach einzelnen Versuchsflodermäusen. In einzelnen Fällen wird gesondert auf Ergebnisse der Versuchsflodermäuse H.b.4 hingewiesen.

Der kleine Flugkäfig ermöglichte eine gute akustische Überwachung der Versuche mittels eines Bat-detectors (QMC Mini Bat Detector). Aus diesem Grund wurde bei Nachtfaltern, die zur Lautaussendung befähigt sind, die Fütterversuche mit dem Bat-detector kontrolliert, um akustische Interaktionen zwischen Flodermäus und Nachtfalter zu erfassen.

2.4.2 Andere Flodermäus-Arten

Parallel zu den oben beschriebenen Fütterexperimenten wurde versucht, H. speoris für gleiche Versuche zu trainieren. Die sechs dazu verwendeten Tiere waren jedoch auch nach einer Woche noch nicht in der Lage, in einem Käfig mit den Maßen 80*80*80 cm, der noch eine Überwachung der Versuche mit dem Bat-detector ermöglicht hätte, fliegende Nachtfalter zu fangen. Da drei der getesteten Tiere dabei starben, wurden die Versuche abgebrochen. Andere Flodermäus-Arten waren für diese Versuche ebenfalls nicht geeignet, da sie entweder in den oben beschriebenen Käfigen nicht fliegen konnten (z.B. Taphozous), oder aber sie waren zu klein, um Nachtfalter zu fressen (z.B. Pipistrellus mimus). Im Versuchsraum befanden sich ständig freifliegende Megaderma lyra, die für andere Versuche gehalten wurden. An diesen wurden gelegentlich von H. bicolor nicht gefangene Nachtfalter (z.B. Sphingidae) auf Genießbarkeit getestet.

2.4.3 Auf Diät gezüchtete Arctiidae

Zur Ergänzung der Fütterversuche wurden verschiedene Arctiiden auf einer halbsynthetischen Diät, auf der Basis von Bohnen und Agar (Bergomatz und Boppré 1986), gezüchtet, um Falter zu erhalten, die keine sekundären Pflanzenstoffe im Körper gespeichert haben. Die so gezogenen Falter wurden dann an die Fledermäuse verfüttert.

In einer zusätzlichen Versuchsreihe wurde versucht die Raupen von Pericallia ricini (Arctiidae) mit unterschiedlichen Mengen gemahlener Crotalaria-Samen, die PA enthalten, zu füttern. Ziel war es, Falter mit unterschiedlichem Gehalt an sekundären Pflanzenstoffen zu erhalten, um eine Geschmacks-Toleranzschwelle der Versuchsfledermäuse diesen Tieren gegenüber zu ermitteln.

2.4.4 Reines PA auf Nachtfaltern

Es ist bekannt, daß Rhodogastria-Falter (Arctiidae) von abgestorbenen PA-haltigen Pflanzen aktiv PA aufnehmen (Boppré 1986). Frisch gefangene Rhodogastria astreus wurden für 3 Tage in einem Käfig gehalten, in dem neben Zuckerwasser auch ein Schälchen mit pulverförmigem PA (eine Mischung von Axillaridin und Axillarin, extrahiert aus Samen von Crotalaria scassalatii; zur Verfügung gestellt von Prof. Dr. M. Boppré) stand und dann an die Versuchsfledermäuse verfüttert. Ergänzend wurden genießbare Nachtfalter mit PA-Pulver bestreut und die so behandelten Falter ebenfalls verfüttert.

In einem weiteren Ansatz wurde der "Wehrschaum" von Aganais ficus und Asota caricae (Hypsidae), sowie von Rhodogastria astreus auf den Thorax genießbarer Nachtfalter aufgetragen und diese dann den Fledermäusen angeboten.

2.5 Audiogramme

2.5.1 Versuchsanordnung

Audiogramme von Nachtfaltern wurden mittels extrazellulärer Ableitung vom "Hörnerv" IIIN1b (Nuesch 1957) gemessen. Dazu wurden die Versuchstiere, nach Amputation der Beine, mit Wachs auf einem Halter befestigt und danach die Flügel an ihrer Basis abgetrennt. Der Nerv IIIN1b wurde, mit kleinen Modifikationen, nach der von Roeder und Treat (1957) beschriebenen Technik freigelegt und nach Spülen mit Ringer-Lösung (Paul 1974) mit einer Hakenelektrode aus Silberdraht leicht angehoben. Als indifferente Elektrode diente eine Insektennadel, die in die dorsoventrale Flugmuskulatur gestochen wurde.

Für die akustische Reizung wurde ein kapazitiver Lautsprecher (Eigenbau), mit einem Durchmesser von 20 mm, verwendet. Dieser wurde in einem Abstand von 100 mm, ausgerichtet auf das ipsilaterale Ohr des Versuchstieres, installiert. Die Ausrichtung des Lautsprechers wurde von Surlykke (1984) übernommen, um die gewonnenen Daten direkt mit denen von Nachtfaltern anderer geographischer Regionen vergleichen zu können. Die Reizung erfolgte im Fernfeld für Frequenzen über 25 kHz. Der Schalldruck des Lautsprechers wurde mittels Brüel & Kjær-Geräten geeicht (B&K 1/4 inch microphone Type 4135, B&K Type 2209 Impulse Precision Sound Level Meter und B&K Sound Level Calibrator Type 4230). Alle Werte werden in dB SPL (re. 20 μ Pa) angegeben. Um Einflüsse der Direktionalität des Lautsprechers auszuschalten, wurde der Schalldruck regelmäßig an der Position des Versuchstieres gemessen. Für Frequenzen über 100 kHz ergaben sich Schwankungen von maximal ± 2 dB zwischen den einzelnen Messungen, unter 100 kHz waren sie kleiner als ± 1 dB. Auftretende Harmonische waren für Frequenzen über 10 kHz vernachlässigbar; für die kritischen Frequenzen, von 30 bis 100 kHz, lag die zweite Harmonische zwischen 20 und >30 dB unter der ersten Harmonischen, bei einem Schalldruck von 60 dB

SPL. Ein Vergleich der gemessenen Audiogramme mit den Harmonischen zeigte keine Überschneidungen.

Gereizt wurde mit Reintonpulsen von 10 bis 200 kHz in Schritten zu 5 kHz. Die Sinusschwingungen wurden von einem Wavetek Oszillator (Model 136) generiert und mittels eines Pulsgenerators (Hewlett Packard 8010 A) in Pulse von 5 ms Länge, mit einer Flankensteilheit von 0,5 ms, gewandelt. Die Wiederholrate betrug 5 Hz. Das Signal wurde über einen Abschwächer (Hewlett Packard 350 D attenuator) an einen Endverstärker (Hewlett Packard 467 A power amplifier) geleitet. Das so verstärkte Signal wurde mit 200 Volt (DC) addiert (Hewlett Packard 6515 A DC power supply) und damit der Lautsprecher betrieben.

Die über die Hakenelektrode aufgenommenen Nervenpotentiale wurden mit einem Vorverstärker (W.-P. Instruments, Model DAM-5A) verstärkt und über einen Bandpassfilter (Bandbreite: etwa 300 - 3000 Hz; Krohn-Hite, Model 3323) auf einem Oszillograph (Tektronix), getriggert durch den Pulsgenerator, abgebildet. Parallel dazu wurden die Nervenimpulse über einen Schwellendiskriminator (gebaut von Prof. Dr. G. Schuller) an einen Nicolet Instrument Computer (Model 1072) gegeben. Dieser wurde ebenfalls vom Pulsgenerator getriggert und erstellte ein PST-Histogramm (PST = post stimulus time) über 32 Durchläufe.

2.5.2 Durchführung

Die Audiogramme wurden in der Regel noch am dem Abend gemessen an dem die Falter gefangen wurden, spätestens jedoch zwei Tage danach. In der Zwischenzeit wurden die Versuchstiere in einem klimatisierten Raum (24 - 28°C) gehalten und mit Zuckerwasser gefüttert.

Während der Ableitung befand sich das Versuchstier in einer schallgedämpften Kammer, bei einer Umgebungstemperatur zwischen 25 und 30°C. Die Hörschwellen für die einzelnen

Frequenzen wurden bestimmt durch Erhöhung der Schallintensität in Schritten zu 1 dB, bis, für eine Zeitspanne von etwa fünf Sekunden, jeder Schallpuls mindestens ein Aktions-Potential auslöste. Bei stark verrauschten Ableitungen wurde der Nicolet Instrument Computer zur Schwellenbestimmung zur Hilfe genommen. Die verschiedenen Frequenzen wurden in zwei aufeinanderfolgenden Durchlaufen geboten. Der erste Durchlauf enthielt die Zehnerschritte in zufälliger Reihenfolge (z.B. 30, 180, 10, ... kHz), während beim zweiten Durchlauf die auf 5 endenden Frequenzen in aufsteigender Reihenfolge geboten wurden (15, 25, 35, ..., 195 kHz). Am Ende jeder Ableitung wurde noch einmal die Hörschwelle bei 30 kHz bestimmt und das Audiogramm nur dann gewertet, wenn der Betrag der Differenz zwischen beiden Messungen 5 dB nicht überschritt.

Die Präparation dauerte in der Regel etwa 15 Minuten. Abhängig von der Spontanaktivität der Hornervenzellen (A-Zellen) wurden 25 bis 50 Minuten für das Messen eines Audiogrammes benötigt. Für einige Exemplare der zierlichen Lymantriiden, Geometriden und Pyraliden kam es jedoch oft schon nach weniger als 20 min zum Absterben des "Hornervens", was auch durch Spülen mit Ringer-Lösung nur für einige Minuten verzögert werden konnte. Für diese Exemplare konnte nur der erste Durchlauf gemessen werden. In diesen Fällen war auch eine Isolierung des Nerven mit Vaseline oder Silikonöl, bedingt durch die geringe Körpergröße der Tiere, nicht möglich. Bei anderen Versuchstieren war dies nicht nötig, da hier die Ableitung auch ohne Spülen mit Ringer-Lösung oft über eine Stunde intakt blieb. Es wurde versucht, von möglichst vielen Nachtfalter-Arten Audiogramme zu messen, wobei 10 mm Körperlänge die kleinste mit der Haken-elektrode handhabbare Größe war.

Die für die Abb. 17 und Tab. 11 angegebenen Mittelwerte und Standardabweichungen (SD) wurden aus den dB-Werten berechnet, da die Intensität durch das Ohr logarithmisch kodiert wird.

2.6 Lautaufnahmen

2.6.1 Aufnahme

Die Lautäußerungen der Nachtfalter wurden mit einem Kondensatormikrofon (QMC) aufgenommen und mit einem Tonbandgerät (Lennartz electronic) bei einer Bandgeschwindigkeit von 76,2 cm/s aufgezeichnet. Die Nachtfalter wurden bei den Aufnahmen in einer Entfernung von 3 bis max. 10 cm zum Mikrofon gehalten und nach der Aufnahme die Aussteuerung über einen Oszillographen kontrolliert. Die Arctiden wurden an den über dem Körper zusammengefalteten Flügeln gehalten und mit einem Finger leicht taktil stimuliert. Bei einigen Arten war die taktile Stimulation nur dann erfolgreich, wenn vokalisierende Fledermäuse (Hipposideros speoris oder H. bicolor) in einem Käfig neben das Mikrofon gestellt wurden. Die Hypsiden und Lymantriiden wurden mit einer Pinzette am Hinterleib gehalten, so daß der Flügelschlag nicht beeinträchtigt war.

2.6.2 Intensitätsmessung

Die Intensität der Lautäußerungen wurde mit einem Brüel & Kjær Type 2209 Impulse Precision Sound Level Meter und einem B&K 1/4 inch Mikrofon (Type 4135, gemessen. Mit einem externen 7 kHz Hochpass-Filter wurde niederfrequenter Störschall eliminiert. Gemessen wurde mit der Einstellung "Peak hold", bei einem Abstand von 3 cm zum Mikrofon.

2.6.3 Lautauswertung

Zur Charakterisierung der aufgenommenen Klicks bzw. Stridulationstone wurde deren Amplituden/Zeitverlauf sowie das "Leistungsspektrum" (Amplituden/Frequenzspektrum) betrachtet. Der Frequenz/Zeitverlauf wurde nicht herangezogen, da die einzelnen Pulse extrem kurz ($<0,5$ ms) und

breitbandig sind und dadurch eine befriedigende Darstellung nicht möglich ist (Coles pers. Mitt.).

Die Aufnahmen wurden mit $1/8$ der Aufnahmegeschwindigkeit auf einem Uher Report 4400 Tonbandgerät abgespielt. Zur Darstellung des Amplituden/Zeitverlaufs wurden geeignete Sequenzen in einen Transientenrekorder (VUKO VK 22 E) überspielt und auf einen Thermoschnellschreiber (Gould) ausgelesen. Die Leistungsspektren wurden über einen Spektrum-Analysator (Federal Scientific UA 500) ermittelt. Dazu wurden Bandsequenzen in einem Transientenrekorder (gebaut von Dipl.Ing. S. Meyer) zwischengespeichert und mit 4-fach höherer Ausgaberate in den Spektrum-Analysator ausgelesen. Dadurch wurde ein Analysebereich von 0 bis 200 kHz, bei einer Frequenzauflösung von 400Hz-Schritten, erreicht. Vom Spektrum-Analysator wurden die Spektren auf einen X-Y-Schreiber (Watanabe WX 4401) ausgegeben.

Die in den in Abb. 20, 22, 24 und 26 teilweise sichtbaren hohen Schallenergien im Frequenzbereich unter 20 kHz sind bedingt durch Aufladungseffekte des Kondensators in der Mikrophonvorspannungsquelle und stammen nicht von den Lautäußerungen der Nachtfalter.

2.7 Bestimmung der Arten

Die Nachtfalter (Lepidoptera: Heterocera) stellen nach systematischen Gesichtspunkten keine fest abgrenzbare Gruppe dar. Diese Untersuchung umfaßt nur Lepidoptera-Arten, die am Licht gefangen wurden. Belegexemplare von den häufigen Arten wurden in Zusammenarbeit mit Dr. W. Dierl an der Zoologischen Staatssammlung in München bestimmt. Die Bestimmung wurde anhand vorhandener Belegexemplare, unter Zuhilfenahme des Werkes von Seitz (1912 - 34), durchgeführt. Bedingt durch laufende Überarbeitungen verschiedener Familien (z.B. Arctiidae) entspricht die hier angewandte Nomenklatur nicht immer dem aktuellen Stand, was für die präsentierten Ergebnisse aber unerheblich ist. Die

Belegexemplare befinden sich in der Zoologischen Staatssammlung in München, ausgenommen Exemplare der Familien Agaristidae, Arctiidae, Hypsiidae und Lymantriidae, die beim Autor verbleiben. Die bisher bestimmten Arten sind in Tabelle 1 aufgelistet.

Tabelle 1: Liste der Namen der in Madurai gefangenen Nachtfalter-Arten, in alphabetischer Reihenfolge pro Familie.

NOCTUIDAE

Acantholipes circumdatus Wlk.
 Achaea janata L.
 Adisura similis Mr.
 Amyna octr Gn.
 Amyna punctum F.
 Anomis flava F.
 Anophia acronyctoides Gn.
 Anticarsia irrorata F.
 Anua tirrhaca Cr.
 Anua wahlbergi Wltgr.
 Argira sp.
 Attatha ino Dry.
 Banina tutorta Suh.
 Blennia accipiens Wlk.
 Carea sp. Wkr.
 Cortyla vetusta Wkr.
 Cryphia decaptura Wlk.
 Dipterygia indica Mr.
 Dysgonia joviane Stoll.
 Dysgonia polumba Gn.
 Dysgonia properata Wkr.
 Dysgonia stuposa F.
 Earias fabia Stoll.
 Earias insulana Bsd.
 Enmodonia unistrigata Gn.
 Entelia discistriga Wlk.
 Entogramma pardus Gn.
 Ercheia cyllariae Cr.
 Ericeia inaugurala Gn.
 Grammodes geometrica F.
 Grammodes mygdon Cr.
 Heliothis armigera Hbn.
 Homoptera glaucinans Gn.
 Hulodes cavanea Cr.
 Hyblaea puera Cr.
 Lacera alope Cr.
 Laphygma exigua Hbn.
 Leocyma biploga Wlk.
 Leocyma cypuns Wlk.
 Lyncestris amphix Cr.
 Matopo selecta Wkr.
 Maurilia iconica Wkr.
 Mocis undata F.

Mythimna complete Mr.
 Mythimna consanguis Gn.
 Mythimna loreyi Dup.
 Mythimna separte Wlk.
 Mythimna sp.
 Oglasa lunifer Hps.
 Ophiura coronata F.
 Oraesia emarginata Gn.
 Othreis materna L.
 Oxyodes scrobiculata F.
 Pandesma quenvad Gn.
 Paracrama latimargo Wevr.
 Plusia eriosome Dbld.
 Plusia limbiacue Gn.
 Plusia ni Hbn.
 Plusia orichalcea F.
 Polytele gloriosae F.
 Prodoris stolidia F.
 Pseudocalpe nubifera Hps.
 Remigia frugalus F.
 Sabulifera anomis Gn.
 Sasunaga tenebrosa Mr.
 Serrodes inara Cr.
 Speiredonia helicina Hbn.
 Spodoptera litura F.
 Spodoptera mauritia Bsd.
 Tarache catenula Wlk.
 Tarache nitidula F.
 Tarache upsilon Wlk.
 Trigonodes hyppasia Cr.
 Xanthodes graellsii Feisth.
 Xanthodes malvae Esp.

AGARISTIDAE

Aegocera tripartita Kirby
 Aegocera venulia Cr.

ARCTIIDAE + CTENUCHIDAE

Amsacta albistriga Wkr.
 Amsacta emittens Wkr.
 Argina cribraria Cr.
 Argina syringa Cr.
 Asura sp.
 Creatonotos gangis L.

Tabelle 1: Fortsetzung.

ARCTIIDAE + CTENUCHIDAE

Estigmene ceylonensis Hmps.
 Estigmene irregularis Mr.
 Lithosia reticulata Mr.
 Lithosia antica Wkr.
 Lithosia sp.
 Nyctemera lacticinia Cr.
 Nyctemera plagifera Wkr.
 Oenistis entella Cr.
 Padenia transversa Wkr.
 Pericallia ricini F.
 Rhodogastria astreus Drury
 Siccia subcinera Wkr.
 Syntomis ochreipuncta Hmps.
 Syntomis passalis F.
 Utetheisa lotrix Cr.

HYPSIDAE

Aganais ficus F.
 Asota caricae Bsd.
 Asota producta Btlr.
 Digama fasciata Btlr.
 Digama hearseyana Mr.
 Eligma narcissus Cr.
 Neochera dominia Cr.
 LYMANTRIIDAE
 Chaerotracha decussata Mr.
 Dasychira mendosa Hbn.
 Dasychira pennatula F.
 Euproctis fraterna Mr.
 Euproctis lunata Wkr.
 Euproctis scintillans Wkr.
 Euproctis varians Wlk.
 Laelia exclamationis Koll.
 Lymantria sp.
 Perina nuda F.
 Porthesia xanthorrhoea Koll.

NOTODONTIDAE

Anthena servula Dry.
 Anticyra combusta Wkr.
 Cerura wisei Swb.
 Clostera restituta Wlk.
 Neostaurops alternus Wlk.
 Turnaca ernestina Swb.

SPHINGIDAE

Acherontia styx Westw.
 Agrius convolvuli L.
 Cephonodes hylas L.
 Hippotion boerhaviae F.
 Hippotion celerio L.
 Macroglossum gyrans Wkr.
 Macroglossum variegatum R.u.J.
 Nephle didyma

Theretra latreillei Bgn.
 Theretra oldenlandia F.

EPIPLEMIDAE

Dirades adjuncteria Wlk.

DREPANIDAE

Oreta sp.

GEOMETRIDAE

Biston suppressaria Gn.
 Boramia sp.
 Dilinia sp.
 Epione sp.
 Hyposidra sp.
 Macaria sp.

PYRALIDAE

Botyodes asialis Gn.
 Hypsipyla robusta Mr.
 Mecyna polymelis Hbn.
 Omphisma anastomosalis Gn.
 Polygrammodes sp.
 Pygospila sp.
 Scirpophaga monostigma Zeller

BOMBYCIDAE

Ocinera varians Wlk.

EUPTEROTIDAE

Eupterote mollifera Wlk.

LIMACODIDAE

Thosea cana Wlk.

LASIOCAMPIDAE

Chilena strigula Wkr.
 Estigene pardalis Wlk.
 Taragama siva Lef.

COSSIDAE

Azygophleps pusilla Wlk.
 Azygophleps scalaris F.

METARBELIDAE

Squamura quadrinotata Wlk.

ERIOCOTTIDAE

Compsoctena sp.

PSYCHIDAE

Eumeta crameri Ww.

Mikrolepidoptera

Ethmia sp.

3. Ergebnisse

3.1 Das Insektenangebot

3.1.1 Die Insektenpopulation im Jahresverlauf

Abhängig von der Jahreszeit unterliegt die Insektenpopulation im Untersuchungsgebiet (KKB) starken Schwankungen, die mit zwei klimatischen Ereignissen direkt verknüpft sind. Während des trockenheißen Sommers, von März bis Juli, nimmt sowohl die Zahl der gefangenen Insekten, als auch ihr Gesamtrockengewicht (als Maß für die Biomasse) ab (Abb. 3). Dabei fällt auf, daß in den Fangnächten am 29.03. und am 01.05. der relativ großen Zahl gefangener Insekten ein nur geringes Trockengewicht gegenübersteht. Folglich dominieren kleine Insekten (z.B. Corixidae und Staphilinidae; vergl. Eckrich 1984) die Insektenfänge zu dieser Zeit, deren Anzahl mit zunehmender Trockenheit stark zurückgeht, wie an den Zahlen für die Fangnächte am 31.05. und am 01.07. zu sehen ist. In der Trockenzeit fielen von März bis einschließlich Juni nur etwa 25 mm Niederschlag und die Nachttemperaturen sanken in den Fangnächten selten unter 25°C (Abb. 2).

Nach den ersten ergiebigeren Regenfällen (53 mm) im Juli, ist am 29.07.85 ein deutlicher Anstieg in der Zahl der gefangenen Insekten zu verzeichnen, dem nur ein geringer Anstieg im Gesamtrockengewicht gegenübersteht. Dieser Trend setzt sich auch noch in der Fangnacht vom 27.08. fort (Abb. 3). Nach dem Einsetzen des Monsuns, mit etwa 200 mm Niederschlag im September (Abb. 2), war dann am 07.10. ein sprunghafter Anstieg im Gesamtrockengewicht der gefangenen Insekten zu verzeichnen, der sich auch noch im November fortsetzte. Am 03.11. steht einer moderaten Zahl gefangener Insekten, die höchste überhaupt gefangene Insektenmasse gegenüber, was auf einen erhöhten Anteil großer Individuen hinweist. Ab Dezember, bei stark abnehmender Niederschlagsmenge (Abb. 2), nimmt die Insektenzahl und deren Masse wieder ab und erreicht im Januar ein vorübergehendes Minimum, schon vor der zu erwartenden Sommerdiapause.

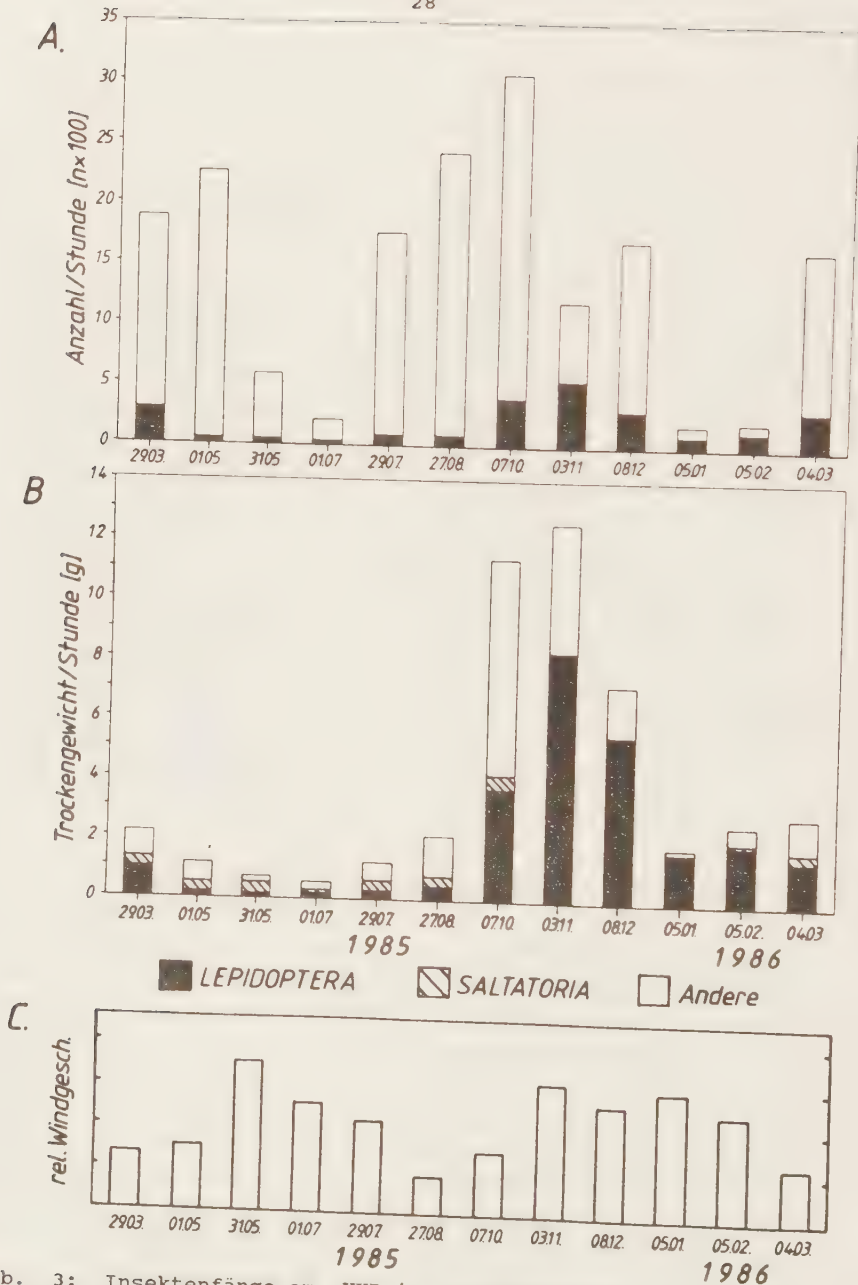


Abb. 3: Insektenfänge am KKB im Jahresverlauf. A. Anzahl der gefangenen Individuen pro Stunde. B. Trockengewicht der pro Stunde gefangenen Insekten. Die Anteile der Nachtfalter (schwarz) und der Grillen (quergestreift) sind angegeben. C. Relative Windgeschwindigkeit am Fangort gemittelt über 25 Meßwerte für jede Fangnacht.

Die Biomasse der gefangenen Insekten zeigt im Jahresverlauf eine deutliche Korrelation zur Niederschlagsmenge, wobei eine zeitliche Verzögerung von etwa einem Monat auffällt (vergl. Abb. 2 mit Abb. 3B). Kurze Regenfälle zum Ende der Sommertrockenheit (Juli und August) wirken sich dagegen ohne Verzögerung positiv auf die Anzahl der gefangenen Insekten aus. Die Einbrüche in der Zahl gefangener Insekten am 31.05., 03.11.85 und 05.01.86 können auf die in diesen Nächten herrschenden hohen Windgeschwindigkeiten zurückzuführen sein (Abb. 3C; vergl. Eckrich 1984).

3.1.2 Verschiebung Nachtfalter vs. Grillen

Nachtfalter waren das ganze Jahr über in den Lichtfangen vertreten, jedoch war ihr Anteil von Mai bis August vergleichsweise gering (Abb. 4). Nach den Monsunregenfällen im September war erst am 03.11.85 ein deutlicher Anstieg in der Anzahl, sowie dem Gesamtrockengewicht der gefangenen Nachtfalter festzustellen (vergl. Abb. 4 mit Abb. 2). Diese Verzögerung entspricht etwa der Entwicklungsdauer für eine Generation, die zwischen vier und acht Wochen beträgt (eigene Beobachtungen). Während die absolute Masse gefangener Nachtfalter am 03.11. am größten war (Abb. 3), stieg ihr relativer Anteil an der Gesamtmasse gefangener Insekten kontinuierlich bis auf über 85% am 05.01.86 an (Abb. 4). Mit zunehmender Temperatur und Trockenheit sank ihre Zahl und Masse zum März hin markant ab. Der Anteil der Nachtfalter am Trockengewicht ist immer deutlich höher als ihr zahlenmäßiger Anteil an der Gesamtfangmenge. Dies ist damit zu erklären, daß die Ordnung Lepidoptera vergleichsweise viele große Arten aufweist.

Im Gegensatz dazu traten die Saltatoria, hauptsächlich vertreten durch die Grillen, überwiegend zur Trockenzeit in den Lichtfängen auf und erreichten einen Anteil von über 60% des Trockengewichts am 31.05., am Höhepunkt der Sommerhitze. Ihr Anteil an der Anzahl der gefangenen Insekten erreichte nie mehr als 5% (Abb. 4). Bedingt durch die Selektivität der

Lichtfalle, die zwei Meter über dem Erdboden angebracht war, dürften die Grillen, die im Bereich der Lichtfalle selten mehr als einige Meter kontinuierlich flogen, in den Lichtfängen eher unterrepräsentiert sein.

Wie in Abb. 4B deutlich zu sehen ist, zeigen die Ordnungen Lepidoptera und Saltatoria ein inverses Muster in ihrem jahreszeitlichen Auftreten und stellen zur Zeit ihres hauptsächlich Auftretens jeweils hohe bis sehr hohe Anteile an der Masse der gefangenen Insekten.

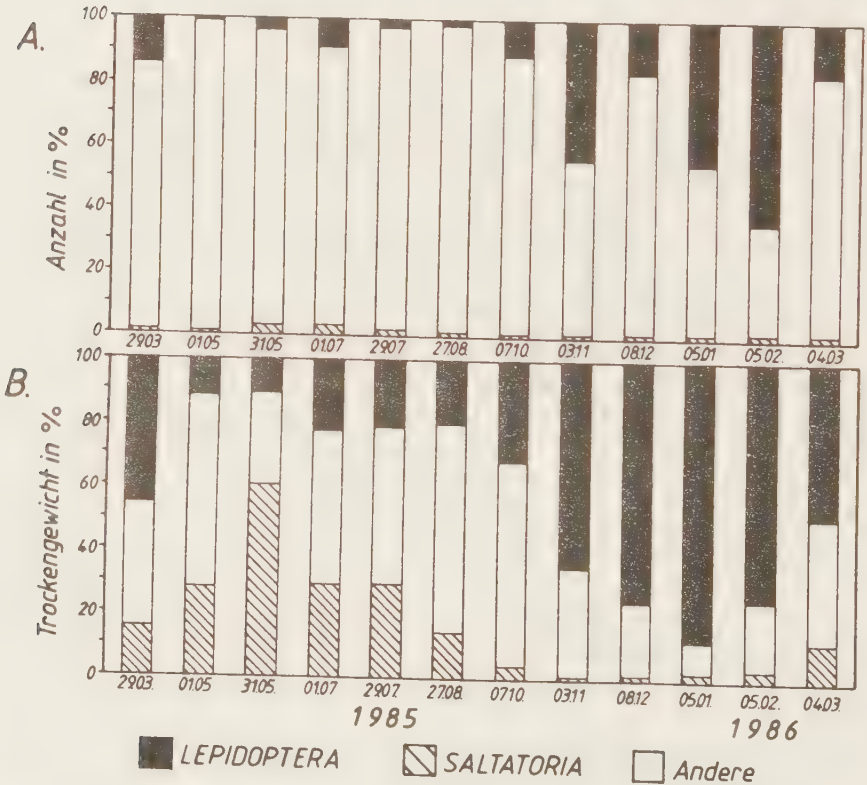


Abb. 4: Prozentualer Anteil der Nachtfalter (schwarz) und der Grillen (quergestreift) an den am KKB gefangenen Insekten im Jahresverlauf. A. Anteil an der Gesamtanzahl B. Anteil am Gesamtrockengewicht.

3.1.3 Anteil hörfähiger Falter im Jahresverlauf

Die in der Lichtfalle gefangenen Nachtfalter wurden, nach ihrer Familienzugehörigkeit, in hörfähig und nicht hörfähig unterschieden. Als hörfähig wurden die Nachfalter-Familien eingestuft, für die hier auch Audiogramme gemessen wurden (Kapitel 3.4.1). Als nicht hörfähig wurden die Nachfalter-Familien eingestuft, bei denen Eggers (1919) kein Tympanalorgan fand. Die Sphingiden wurden als nicht hörfähig eingestuft, da bei ihnen bisher nur für eine Unterfamilie Hörvermögen nachgewiesen ist.

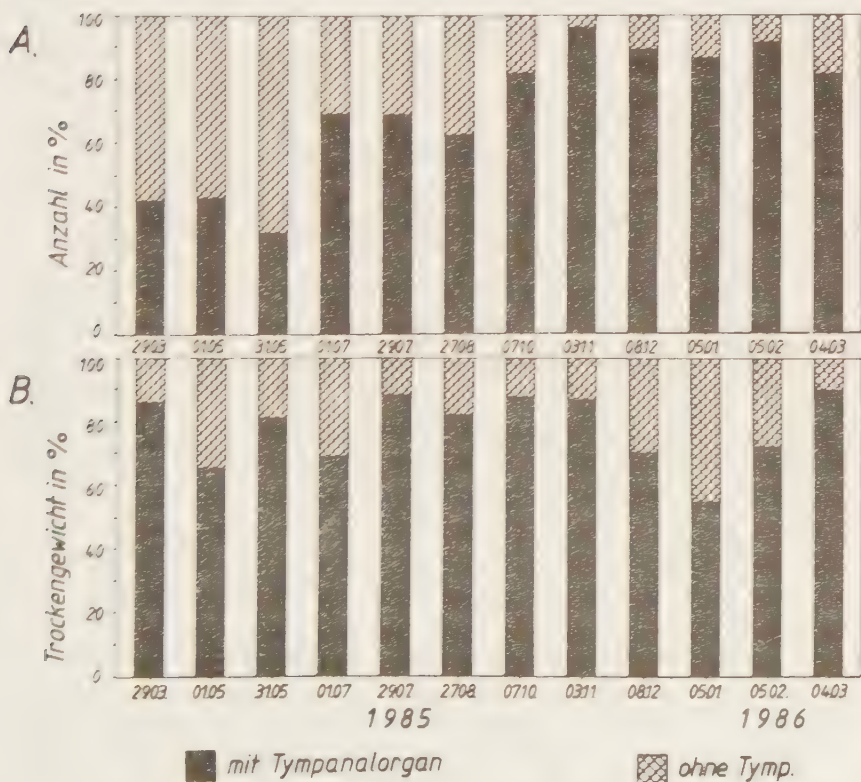


Abb. 5: Jahresverlauf: Anteilige Verteilung hörfähiger (schwarz) gegenüber gehörlosen (schraffiert) Nachtfalter in den Insektenfängen am VVB. A. Verteilung unter der Anzahl B. Verteilung unter dem Trockengewicht der pro Nacht gefangenen Nachtfalter.

Bei der Betrachtung der hörfähigen Nachtfalter zeigen sich Unterschiede in ihren prozentualen Anteilen an der Anzahl gegenüber denen beim Trockengewicht. Vom 29.03. bis zum 31.05.85 lag der Anteil hörfähiger Individuen nur zwischen etwa 32% und 43%, gegenüber Trockengewichtsanteilen von etwa 65% bis 85% (Abb. 5), was daraufhin deutet, daß es sich bei den gehörlosen Tieren zu dieser Zeit um überwiegend kleine Arten (z.B. Mikrolepidopteren) handelte. Für den Rest des Untersuchungszeitraumes sank der zahlenmäßige Anteil hörfähiger Individuen nicht unter 60% und erreichte mit etwa 95% am 03.11. ein Maximum. Es fällt auf, daß der Anteil hörfähiger Arten am Trockengewicht zwar das ganze Jahr über mit etwa 60 bis 90% sehr hoch ist, aber gerade dann deutlich absinkt (08.12.85 bis 05.02.86), wenn die Nachtfalter die Gesamtinsektenpopulation im Trockengewicht dominieren (vergl. Abb. 5B mit Abb. 4). Da zu dieser Zeit der Anzahlanteil der hörfähigen Individuen nur gering abnimmt, muß es sich bei den gehörlosen Faltern um überwiegend große Arten handeln, z.B. Sphingiden, Cossiden und Lasiocampiden.

Die großen, nicht hörfähigen Arten erscheinen demnach zu einer Zeit, zu der das Insektenangebot insgesamt schon wieder stark abnimmt, der Anteil der Nachtfalter an der Biomasse aber sehr hoch ist. Die kleinen, nicht hörfähigen Arten treten dagegen überwiegend zur Trockenzeit auf, wenn die Insektenzahl zwar relativ hoch, ihre Biomasse aber gering ist.

3.1.4 Anteil ungenießbarer Falter im Jahresverlauf

Unter Berücksichtigung der Ergebnisse der Fütterversuche wurden die Nachtfalter-Arten in folgende drei Gruppen eingestuft: genießbar, fakultativ genießbar und ungenießbar (zu den Kriterien siehe Kapitel 3.3.1). Da die Flügelfärbung der in Alkohol gelagerten Nachtfalter verblaßt, mußten einige Arten auf Gattungsebene zusammen-

Tabelle 2: Anzahl der ungenießbaren (-) und fakultativ genießbaren (++) Nachtfalter in den Insektenfängen im Jahresverlauf.

Familie Art	Genieß- bar- keit	Fangnacht Datum												Summe
		29.3.	1.5.	31.5.	1.7.	29.7.	27.8.	7.10.	3.11.	8.12.	5.1.	5.2.	4.3.	
Arctiidae														
Amsacta albistriga	++	0	0	0	0	1	0	7	0	0	0	0	0	8
A. emittens	++	0	0	0	0	0	0	11	19	6	0	0	0	36
Creatonotos gangis	++	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	4	2	11
Estigmene ceylonensis	++	0	0	0	0	0	0	12	2	0	5	0	0	19
Pericallia ricini	-	0	0	0	0	1	4	16	10	2	2	0	0	35
Rhodogastria astreus	++	5	0	0	0	0	0	92	21	56	7	1	3	185
Utetheisa lotrix	-	3	1	0	0	0	0	2	8	6	19	13	28	80
Nyctemera (Gattung)	-	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	5
Argina cribraria	-	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	5
A. syringa	-	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Lithosia antica	-	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	9
Lithosia (Gattung)	-	3	2	0	0	1	3	39	13	86	9	3	68	227
Ctenuchidae														
Syntomis passalis	-	13	0	0	0	0	3	2	2	16	6	12	52	106
Hypsidae														
Digama (Gattung)	-	0	0	0	0	1	0	0	12	3	0	0	0	16
Aganais ficus	-	0	0	0	0	0	2	24	4	0	1	0	0	31
Asota (Gattung)	-	0	0	0	0	0	0	2	0	8	0	3	0	13
Eligma narcissus	-	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	0	5
Agaristidae														
Agocera venulia	-	0	0	0	0	0	1	35	3	1	0	0	0	40
A. tripartita	++	0	0	0	0	0	0	3	2	3	0	0	0	8
Noctuidae														
Polytela gloriosae	-	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Pyralidae														
Scirpophaga monostigma	-	445	7	2	0	1	6	52	2	92	20	654	621	1902
Lymantriidae														
Euproctis (Gattung)	++	10	0	0	8	0	8	12	6	26	7	7	38	122
Porthesia xanthorrhoea	++	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	150	27	181
Mikrolepidoptera														
Ethmia sp.	-	1	0	0	0	3	3	19	3	0	0	0	1	30

gefaßt werden, wenn eine genaue Artbestimmung nicht mehr möglich war. Dies trifft besonders für die Gattung Euproctis zu, die deshalb als fakultativ genießbar eingestuft wird, weil Euproctis lunata die häufigste Art in dieser Gattung ist (vergl. Tab. 6).

Wie aus Tab. 2 ersichtlich treten die meisten ungenießbaren oder fakultativ genießbaren Arten ab der Fangnacht vom 07.10.85 auf und ihre Zahl nimmt zum März hin ab, parallel zum Auftreten der meisten Lepidopteren (Abb. 3). Die Gattung Lithosia trat auch am 04.03.86 noch einmal in großer Zahl auf. In Abweichung von diesem Muster sind die Arten Utetheisa lotrix, Syntomis passalis, Scirpophaga monostigma und Porthesia xanthorrhoea zu Beginn der Trockenzeit am häufigsten und nicht im Anschluß an den Monsun. Die Art Euproctis lunata fiel durch ihr regelmäßiges Auftreten im "Botanical Garden" auf, wo sie in Abständen von etwa zwei Monaten in großer Anzahl gefangen wurde (Abb. 12).

Der prozentuale Anteil der ungenießbaren und fakultativ genießbaren Falter an der Anzahl der gefangenen Lepidopteren liegt nur am 29.03.85, 05.02.86 und 04.03.86 deutlich über 10% (Abb. 6A). An diesen drei Tagen dominiert Scirpophaga monostigma die ungenießbaren Arten durch Massenauftreten. Am 04.03.86 haben zusätzlich die Arten Utetheisa lotrix, Syntomis passalis und die Gattung Lithosia einen maßgebenden Anteil am Trockengewicht der ungenießbaren Arten. Für Porthesia xanthorrhoea war am 05.02.86 ein Massenauftreten zu verzeichnen, das sich in der Anzahl und im Trockengewicht der fakultativ genießbaren Arten niederschlägt. Auffällig ist der hohe Trockengewichtsanteil der ungenießbaren und fakultativ genießbaren Arten am 07.10.85. Wie aus Tab. 2 ersichtlich traten in dieser Nacht die relativ großen Arten Aegocera venulia, Aganais ficus und Rhodogastria astreus in großer Zahl auf und dominieren das Trockengewicht.

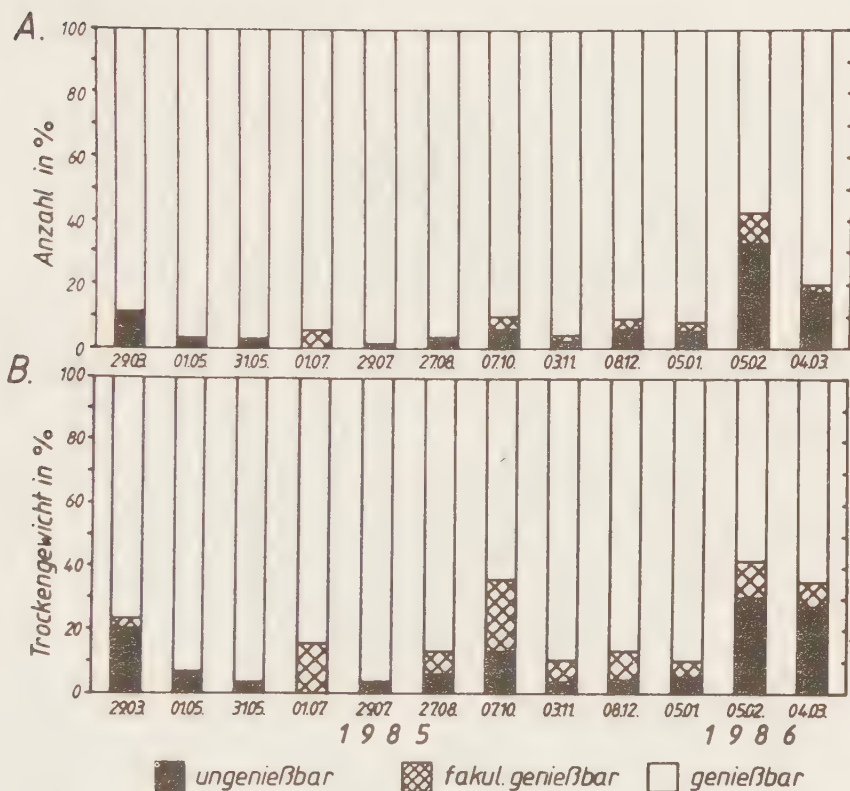


Abb. 6: Jahresverlauf: Anteilige Verteilung ungenießbarer (schwarz), fakultativ genießbarer (schraffiert) und genießbarer (weiß) Nachtfalter unter A. der Gesamtanzahl und B. des Gesamt-trockengewichtes der pro Nacht am KKB gefangenen Nachtfalter.

3.1.5 Auftreten der Nachtfalter im Nachtverlauf

In Tab. 3 ist das zahlenmäßige Auftreten im Nachtverlauf für die im Untersuchungsgebiet regelmäßig auftretenden ungenießbaren und fakultativ genießbaren Nachtfalter-Arten, aufsummiert über alle Fangnächte, dargestellt. Die fakultativ genießbaren Arten wurden überwiegend in der ersten Nachthälfte gefangen, während die ungenießbaren Arten mehr zur Nachtmitte hin gefangen wurden.

Tabelle 3: Auftreten der ungenießbaren (-) und fakultativ genießbaren (++) Nachtfalter im Nachtverlauf, aufsummiert über alle Fangnächte, ausgenommen den 03.11.85.

Familie Art	Genieß- 18:30 19:30 20:30 21:30 22:30 23:30 00:30 01:30 02:30 03:30 04:30 05:30 06:30														Summe	
	bar- keit															
Arctiidae																
Amsacta albistriga	++	0	3	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
A. emittens	++	5	8	6	5	1	3	5	3	0	0	0	0	0	0	36
Creatonotos gangis	++	0	4	3	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	11
Estigmene ceylonensis	++	1	3	0	4	0	0	3	7	0	0	0	0	0	0	18
Pericallia ricini	-	19	12	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35
Rhodogastria astreus	++	6	23	12	30	30	21	12	13	17	11	6	3	184	0	184
Utheisa lotrix	-	6	9	6	8	8	6	12	7	11	7	0	0	0	0	80
Nyctemera (Gattung)	-	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	5
Argina cribraria	-	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	5
A. syringa	-	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
Lithosia antica	-	0	6	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	9
Lithosia (Gattung)	-	15	28	8	19	14	30	20	32	21	23	15	2	227	0	227
Ctenuchidae																
Syntomis passalis	-	5	4	1	1	5	23	26	13	10	10	7	0	105	0	105
Hypsidae																
Digama (Gattung)	-	7	4	0	3	0	1	0	0	0	1	0	0	16	0	16
Aganais ficus	-	0	3	1	5	8	2	4	2	1	4	1	0	31	0	31
Asota (Gattung)	-	2	3	1	1	0	0	0	0	1	3	2	0	13	0	13
Eligma narcissus	-	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	5	0	5
Agaristidae																
Agocera venulia	-	1	15	0	13	6	3	2	0	0	0	0	0	40	0	40
A. tripartita	++	1	2	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	8	0	8
Noctuidae																
Polytela gloriosae	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	2
Pyralidae																
Scirpophaga monostigma-		16	81	231	284	308	374	188	210	87	101	16	6	1902	0	1902
Lymantriidae																
Euproctis (Gattung)	++	4	14	8	20	15	16	9	10	14	7	3	2	122	0	122
Porthesia xanthorrhoea	++	2	45	33	22	7	18	13	15	7	15	4	2	183	0	183
Mikrolepidoptera																
Ethmia sp.	-	0	0	0	5	6	4	4	4	0	1	6	0	30	0	30

* Von 05:30-06:00 wurde, bedingt durch die Tageslänge, von Mai bis August nicht gefangen.

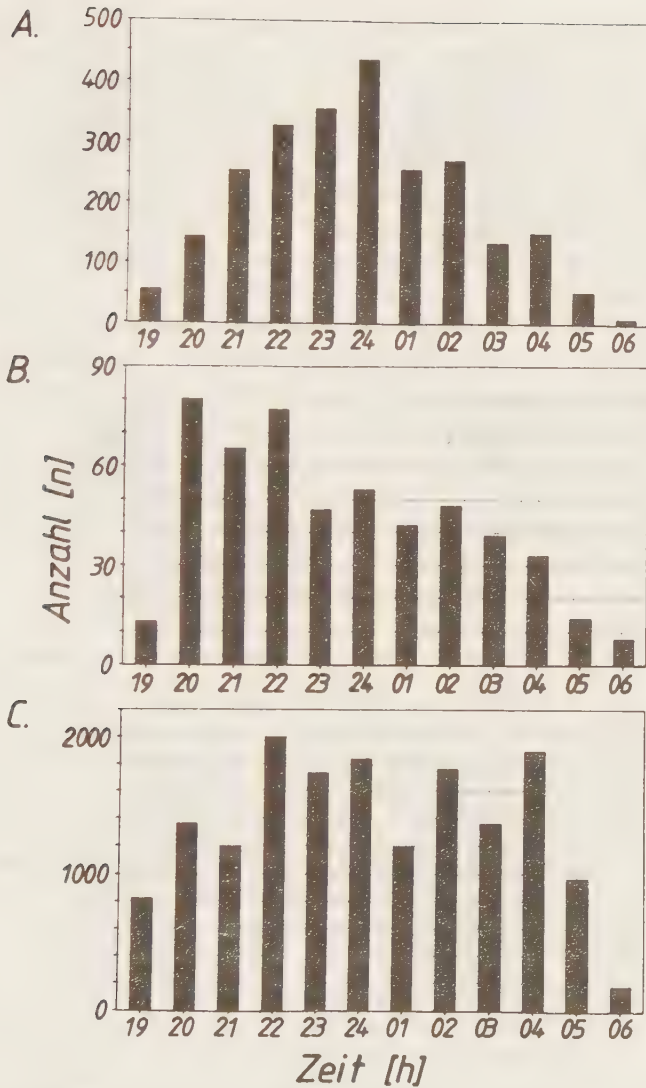


Abb. 7: Auftreten der ungenießbaren (A.), fakultativ genießbaren (B.) und genießbaren Nachtfalter (C.) im Nachtverlauf, aufsummiert aus den Lichtfängen, mit Ausnahme der Fangnacht vom 03.11.85.

Für die Abb. 7 wurden die Anzahl der Falter für jede der drei Genießbarkeitsstufen für jede Fangstunde zusammengefaßt. Es zeigt sich deutlich, daß die ungenießbaren Falter am häufigsten um Mitternacht gefangen wurden, während die fakultativ genießbaren Arten schon zwischen 19:30 und 22:30 Uhr ihre höchste Flugaktivität hatten. Im Vergleich dazu waren die genießbaren Falter ohne besondere zeitliche Präferenz die ganze Nacht über in den Lichtfangen verteten.

Trägt man die Daten in gleicher Weise für die hörfähigen und die gehörlosen Nachtfalter auf, so ergeben sich für beide Gruppen keine sichtbaren zeitlichen Präferenzen in der Flugaktivität.

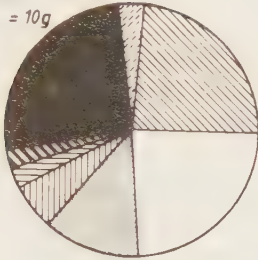
3.2 Das Beutespektrum der Fledermäuse

3.2.1 Artspezifische Unterschiede in der Nahrung

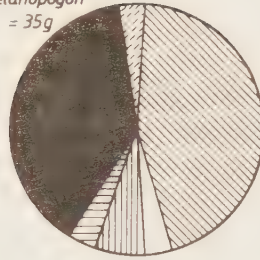
In den Kotproben der untersuchten Fledermaus-Arten fanden sich folgende flugfähige Insektenordnungen (wichtigste Vertreter in Klammern) in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit: Saltatoria (Grillen und Heuschrecken), Lepidoptera, Coleoptera, Heteroptera, Hymenoptera (geflügelte Ameisen), Homoptera (Zikaden), Diptera, Isoptera, Odonata (Zygoptera), Dermaptera und Trichoptera. Darüber hinaus waren Raupen und/oder Spinnen in den Kotproben von drei dieser Fledermaus-Arten nachweisbar.

Die fünf über ein Jahr hinweg untersuchten Fledermaus-Arten zeigen deutliche Unterschiede in ihrem Nahrungsspektrum (Abb. 8). Die geringste Variabilität in der Nahrung zeigt Taphozous melanopogon, wo Nachtfalter und Grillen zusammen mehr als 80% der Beutetiere ausmachen und andere Insekten in nur geringen Anteilen vertreten sind. Die weit größere T. kachhensis zeigt dagegen ein breites Beutespektrum, in dem Grillen, Heuschrecken, Käfer, Wanzen und flugfähige Ameisen die häufigsten Vertreter sind, Nacht-

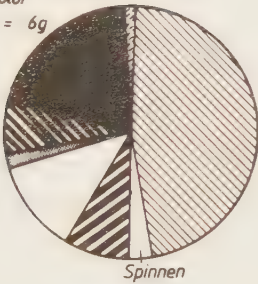
*Hipposideros
spearis*
 $m = 10g$



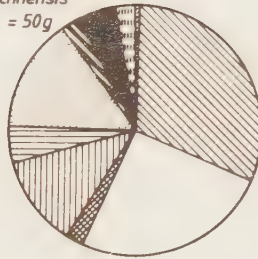
*Taphozous
melanopogon*
 $m = 35g$



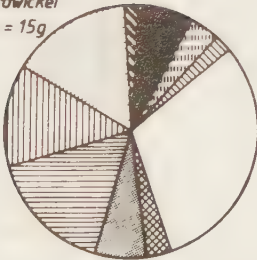
*Hipposideros
bicolor*
 $m = 6g$



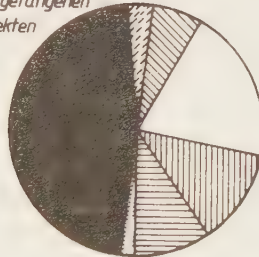
*Taphozous
kachensis*
 $m = 50g$



*Rhinopoma
hardwickei*
 $m = 15g$



Trockengewicht
der gefangenen
Insekten



■ LEPIDOPTERA

▨ SALTATORIA (Grillen)

□ COLEOPTERA

▩ Raupen

▤ HETEROPTERA

▥ HOMOPTERA

▦ HYMENOPTERA (Ameisen)

▧ DIPTERA

▨ ISOPTERA

▩ DERMAPTERA

▥ ODONATA

▦ Andere

Abb. 8: Anteil der verschiedenen Beutetiere in den Kotproben der fünf untersuchten Fledermaus-Arten und der Anteil der dominierenden Insektenordnungen am Trockengewicht der Insektenfänge am KKB, gemittelt über den gesamten Untersuchungszeitraum (März 1985 - März 1986). m = mittleres Körpergewicht

Falter dagegen nur einen geringen Anteil haben. Bei den beiden *Hipposideros*-Arten finden sich viele Nachtfalter und Grillen in den Kotproben. Während der Anteil an Nachtfaltern für beide Arten in der gleichen Größenordnung liegt, frisst *Hipposideros bicolor* deutlich mehr Grillen. Es fällt auf, daß *H. speoris* neben vielen Käfern auch große Mengen an Mücken (*Nematocera*) konsumiert, während für *H. bicolor* relativ hohe Anteile nicht flugfähiger Beutetiere, wie Spinnen und Raupen, zu finden sind. Spinner fanden sich bei *H. speoris* nur gelegentlich und ihr Anteil betrug max. 11%. Raupen konnten in ihren Kotproben dagegen nicht nachgewiesen werden. Im Vergleich zu den vier bereits genannten Arten weist *Rhinopoma hardwicki* die größte Vielfalt in ihren Beutetieren, erbeutet aber nahezu keine Grillen. Neben einem sehr hohen Anteil an Käfern finden sich Zikaden, Wanzen und schwarzende Ameisen in größerer Menge in den Kotproben. Dagegen war der Anteil der Nachtfalter ähnlich wie bei *T. kachhensis* recht gering. Von den 113 untersuchten *R. hardwicki* fanden sich nur bei einem Tier Reste von Spinnenbeinen. Unter den fünf aufgezählten Arten zeigen *R. hardwicki* und *T. kachhensis* auffällige Parallelen im Nahrungsspektrum, das sich aber dennoch deutlich in der Beutegröße unterscheidet. Während *R. hardwicki* kleine bis mittelgroße Insekten (Körperlänge etwa 4-10 mm) fängt, haben bei *T. kachhensis* größere Beutetiere, wie z.B. Heuschrecken und Hydrophilidae (Coleoptera, Körperlänge >10 mm) mehr Bedeutung.

Einzelne im August 1985 gesammelte Kotproben enthielten bei *Pipistrellus nigrus* fast ausschließlich Mücken (*Nematocera*) und kleine Käfer, bei *Tadarida aegyptiaca* dagegen hohe Anteile an Nachtfaltern und Grillen, sowie Käfer, Zikaden und Wanzen in moderaten Mengen (Tab. 4).

Tabelle 4: Kotprobenanalysen für sieben Fledermausarten, gefangen zwischen 10. und 17. August 1985 in der Umgebung von Kueelakulkudi.

Species	Anzahl	Anteil der identifizierbaren Beutetiere in Prozent									
n		Salt- ato- ria	Lepi- dopt- era	Cole- opt- era	Hete- ropt- era	Hom- opt- era	Hyme- nopt- era	Dipt- era	Derm- apt- era	Isop- tera	Tric- hopt- era
Tadarida aegyptiaca	5	23,3	27,6	13,9	15,0	13,3	-	-	2,0	4,4	-
Taphozous kachhensis	- *	5,4	-	64,8	2,7	2,7	16,2	-	-	8,1	-
Taphozous melanopogon	5	50,5	8,8	9,0	12,7	4,6	10,1	2,6	1,1	-	-
Rhinopoma hardwicki	5	5,5	2,2	82,5	4,5	0,6	1,2	2,6	0,5	-	-
Pipistrellus mimus	6	-	3,5	36,6	2,7	5,1	1,9	50,0	-	-	-
Hipposideros speoris	5	20,2	16,0	48,6	-	-	-	-	-	-	14,1
Hipposideros bicolor	5	84,3	2,8	11,1	1,1	-	-	0,4	-	-	-

* = Kotproben wurden vom Höhlenboden gesammelt

3.2.2 Saisonaler Wechsel in der Nahrung

Die in Abschnitt 3.2.1 beschriebenen Unterschiede der einzelnen Fledermaus-Arten werden deutlicher, wenn man die jahreszeitlichen Änderungen in der Nahrung dieser Arten betrachtet. Dazu sind in Abb. 9 für alle Fledermaus-Arten die für jede Sammelnacht gemittelten Kotprobenanalysen aufgetragen. Um einen direkten Vergleich mit dem saisonalen Wechsel zwischen Nachtfaltern und Grillen in der Lichtfängen (Abb. 4) zu ermöglichen, wurden die Anteile der Saltatoria von unten und die der Lepidoptera von oben her aufgetragen. Andere in den Analysen vertretene Insektenordnungen sind nur dann aufgetragen, wenn ihr Anteil etwa 20% oder mehr beträgt.

Mit Ausnahme von R. hardwickei fressen alle Fledermaus-Arten im Zeitraum von April bis August/September große Mengen von Saltatoria - überwiegend Grillen, seltener Maulwurfsgrillen oder kleine Heuschrecken. Bei R. hardwickei tauchen Grillen nur sporadisch in den Kotproben auf. Bei T. melanopogon, H. speoris und H. bicolor vollzieht sich ab etwa Juli ein deutlicher Wechsel in den Nahrungsgewohnheiten. Der Anteil der Nachtfalter steigt an und erreicht besonders bei T. melanopogon zwischen September und Januar hohe Anteile. Neben Nachtfaltern frißt H. speoris große Mengen an Käfern und Mücken (Nematocera), während H. bicolor Käfer und auch nicht aktiv fliegende Beute - Raupen und Spinnen - fängt. Im Gegensatz zu den bereits genannten Arten finden sich bei T. kachhensis während des gesamten Untersuchungszeitraumes Saltatoria in den Kotproben, die sich zu etwa gleichen Teilen aus Grillen und Heuschrecken zusammensetzen. Ein saisonaler Wechsel ihrer relativen Anteile, von mehr Grillen im Sommer zu mehr Heuschrecken nach dem Monsun ist nur andeutungsweise sichtbar. Die anderen Beutetiere von T. kachhensis zeigen keinen deutlichen, von der Jahreszeit abhängigen, Wechsel. Gleiches gilt auch für R. hardwickei.

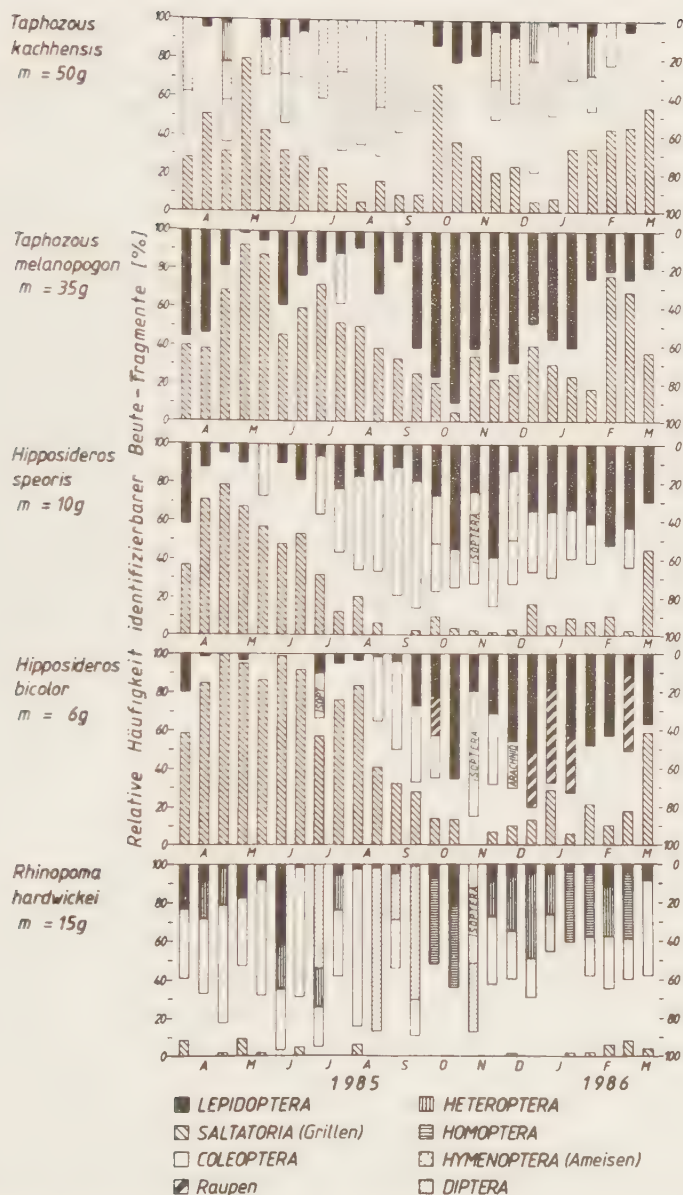


Abb. 9: Die Nahrungsspektren der untersuchten Fledermaus-Arten im Jahresverlauf. Aufgetragen sind die prozentualen Anteile der verschiedenen Beutetiere in den Kotproben, gemittelt für die einzelnen Fangtage (mit Ausnahme von *Taphozous kachhensis*, siehe Kapitel 2.3.2). Die Anteile der Lepidopteren (schwarz) sind gegen die der Saltatoria (quergestreift) aufgetragen, andere Beutetiere sind nur dann angegeben, wenn ihr Anteil etwa 20% oder mehr beträgt (vergl. Abb. 4). m = mittleres Körpergewicht.

Während des Monsuns wird das Nahrungsangebot oft für wenige Stunden durch schwärmende Insekten, z.B. Termiten, bereichert, was die untersuchten Fledermaus-Arten unterschiedlich nutzen. Nach dem ersten starken Regen am 12.07.85 (17 mm) beträgt der Anteil der Termiten in den Kotproben von H. bicolor 24% am 14.07., während er bei den anderen Arten nur zwischen 0 und 9% lag. Nach Regenfallen am 02.11. und 03.11. (19 mm), beträgt am 05.11.85 der Anteil der Termiten in den Kotproben von H. speoris 47,8%, von H. bicolor 66,1% und von R. hardwickei 52%. In den Kotproben vom 06.11.85 waren bei T. kachhensis nur geringe Spuren von Termiten (<5%) zu finden und bei T. melanopogon gar keine. Es ist nicht bekannt, ob die Termiten auch in der Nacht vom 05.11. zum 06.11.85 schwärmten. Dagegen finden sich bei T. kachhensis schon am 30.06. und am 15.07.85 viele Köpfe von Termiten ($n = >10$) in den Kotproben. Das Fehlen von Flügelteilen und das Vorhandensein von Sandkörnern wird dahingehend gedeutet, daß es sich um Beute handelt, die vom Boden aufgenommen wurde.

3.3 Der Schutz der Nachtfalter vor Fledermäusen

3.3.1 Fütterversuche mit gefangenen Nachtfaltern

Anhand der Fütterversuche wurden die Nachtfalter-Arten in folgende drei Gruppen eingestuft: genießbar, fakultativ genießbar und ungenießbar. Als ungenießbar wurden die Arten eingestuft, die von den Versuchsfledermäusen in $\geq 50\%$ aller Fälle ($1 \leq n \leq 130$), innerhalb von 24 h, nicht gefressen wurden. Arten, die in $< 50\%$ aller Fälle ($5 \leq n \leq 930$) nicht gefressen wurden, fallen unter die Kategorie fakultativ genießbar (Tab. 6). Arten, die immer gefressen wurden, werden als "genießbar" eingestuft und hier nicht weiter betrachtet.

Tabelle 5: Anzahl der von Hipposideros bicolor abgelehnten und fakultativ gefressenen Nachtfalter-Arten nach Familien sortiert.

Familie	getestete Arten n	abgelehnte Arten n	fakultativ genießbare Arten n
Agaristidae	2	1	1
Arctiidae	18	14	4
Bombycidae	2	-	-
Cossidae	2	-	-
Ctenuchidae	2	1	-
Drepanidae	1	-	-
Epiplemlidae	1	-	-
Eriocottidae	2	-	-
Eupterotidae	1	-	-
Geometridae	>6	-	-
Hypsiidae	7	7	-
Lasiocampidae	3	-	-
Limacodidae	1	-	-
Lymantriidae	13	8	3 *1
Metarbelidae	2	-	-
Mikrolepidopt.	>1	1	-
Noctuidae	>105	1	-
Notodontidae	4	-	-
Psychidae	1	-	-
Pyrilidae	>7	1	-
Sphingidae	10	-	3 *2
Summe	>191	35	10

*1 eindeutige Einstufung nicht bei allen Arten möglich

*2 Falter zu groß für Hipposideros bicolor

Tabelle 6: Ergebnisse der Fütterversuche für ungenießbare und fakultativ genießbare Nachtfalter-Arten.

Familie	Art	Anzahl	gefressen	abgelehnt
		n	%	%
Ctenuchidae	Syntomis passalis	8	12,5	87,5
Arctiidae	Rhodogastria astreus	111	53,5	46,5
	Pericallia ricini	29	34,5	65,5
	Cretonotos gangis	19	89,5	10,5
	Amsacta emittens	70	95,7	4,3
	A. albistriga	55	96,4	3,6
	Utetheisa lotrix	130	14,6	85,4
	Nyctemera lacticingia	8	0	100
	N. plagifera			
	Argina syringa	3	0	100
	A. cribraria	7	0	100
	Lithosia antica	17	0	100
	Lithosia sp.	17	0	100
	Lithosia reticulata	1	0	100
	Siccia subcinerea	3	0	100
	Padenia transversa	2	0	100
	Asura sp.	4	0	100
Hypsiidae	Aganais ficus	64	0	100
	Asota caricae			
	A. producta	3	0	100
	Neochera dominia	50	50,0	50,0
	Digama hearseyana	8	12,5	87,5
	D. fasciata	7	0	100
Agaristidae	Eligma narcissus	67	30,0	70,0
	Aegocera venulia	17	71,0	29,0
Noctuidae	A. tripartita	11	0	100
Polytelidae	Polytela gloriosae	11	0	100
Pyralidae	Scirpophaga monostigma	10	0	100
Lymantriidae	Euproctis lunata	930	86,9	13,1 *
	E. fraterna	5	60,0	40,0
	E. scintillans	11	9,0	91,0
	E. varians	12	33,3	66,7
	Porthesia xanthorrhoea	9	77,8	22,2
	Chaerotracha decussata	13	7,7	92,3
	Dasichira mendosa			
	D. pennatulata	13	7,7	92,3
	Laelia exclamationis	13	7,7	92,3
	Perina nuda	13	7,7	92,3
Mikrolepidopt.	Ethmia sp.	7	0	100

* für die Gattungen Euproctis und Porthesia vergl. Tab. 5

Im Zeitraum vom 15.04.85 bis 16.01.86 wurden 191 Nachtfalter-Arten aus 21 Familien in den Fütterversuchen erfaßt. Von diesen waren 35 ungenießbar und 10 fakultativ genießbar (Tab. 5). Die Anzahl der tatsächlich verfütterten Arten liegt jedoch höher, da besonders kleinere Arten aus den Familien Pyralidae, Geometridae und Drepanidae, sowie aus der Gruppe der Mikrolepidopteren nur dann erfaßt wurden, wenn sie bei den Versuchen durch Besonderheiten auffielen, z.B. nicht gefressen wurden. Nicht von jeder Art konnten genügend Exemplare gefangen und verfüttert werden, um eine eindeutige Aussage über deren Genießbarkeit machen zu können. Aus diesem Grund soll in der folgenden Aufzählung in erster Linie auf Arten eingegangen werden, für die genügend Daten vorliegen bzw. eindeutige Aussagen möglich sind.

Unter den folgenden Familien fanden sich keine ungenießbaren Arten (n): Bombycidae (2), Cossidae (2), Drepanidae (1), Epiplemidiae (1), Eriocottidae (2), Eupterotidae (1), Geometridae (>6), Metarbelidae (2), Lasiocampidae (3), Limacodidae (1), Notodontidae (4) und Psychidae (1) (Tab. 5). Die ungenießbaren und fakultativ genießbaren Arten aus den anderen Familien werden nachfolgend besprochen. Die Ergebnisse der Fütterversuche für diese Arten sind in Tab. 6 zusammengestellt.

Sphingidae

Von den 10 getesteten Sphingidae-Arten wurden die drei Arten Acherontia styx (Totenkopfschwärmer), Agrius convolvuli (Windenschwärmer) und Theretra latreillei von Hipposideros bicolor nicht gefressen, da die Versuchsfledermäuse nicht in der Lage waren, diese großen Schwärmer (Vorderflügelänge = Vfl: 44 - 50 mm) zu überwältigen, obwohl sie die Falter wiederholt attackierten. In ergänzenden Tests wurden diese drei Arten jedoch alle von Megaderma lyra im Flug gefangen und gefressen; sie sind also zumindest für diese Fledermaus genießbar. Bei den Fütterversuchen war deutlich zu erkennen, daß die Fledermäuse die kräftigen Dornen an den Beinen der Schwärmer meiden, denn sie schlossen die Beute immer nur ganz kurz in die Flügel ein

und öffneten diese sehr hastig wieder - auch wenn sie den Falter noch nicht richtig gepackt hatten - um ihn erneut kurzzeitig einzuschließen, bis sie den Falter dorsal hinter dem Kopf gepackt hatten. Dieser hastige Umgang mit der Beute wurde für kleinere Nachtfalter nicht beobachtet.

Noctuidae

Unter den Noctuiden als artenreichste Familie (>105 getestete Arten) ist Polytela gloriosae (Tab. 6) die einzige ungenießbare Art. Keines der 11 getesteten Tiere wurde von den Versuchsfledermäusen verletzt, obwohl alle angefliegen wurden und in zwei Fällen kurzzeitiger Kontakt zwischen Fledermaus und Falter beobachtet wurde. Die Falter (Abb. 10B) ähneln im Habitus den Arctiiden; Lautäußerungen konnten nicht festgestellt werden.

Hipposideros bicolor zeigte deutliche Schwierigkeiten große Noctuiden (Vfl.: >40 mm) zu überwaltigen, wie schon für die Sphingiden beschrieben. Die beiden Arten Ophiusa coronata und Argira sp. wurden erst nach mehreren Angriffen überwältigt und gefressen. Othreis materna (Vfl.: 42 mm) konnte nicht überwältigt werden, wurde aber angegriffen. Für alle großen Noctuiden gilt, daß sie bei den Versuchsfledermäusen starke Ohr- und Kopfbewegungen auslösten, wenn sie im Käfig umherflogen. Die Tendenz sich sofort im Versuchskäfig niederzulassen war bei diesen Arten geringer, als bei den anderen getesteten Noctuiden.

Pyralidae

Unter den Pyraliden wurde Scirpophaga monostigma (Abb. 10B) als einzige Art von Hipposideros bicolor abgelehnt. Bei über 20 getesteten Exemplaren konnte immer wieder beobachtet werden, daß die Versuchsfledermäuse bei einer Distanz von <5 cm abdrehten, ohne den Falter zu berühren. Lediglich in zwei Fällen wurde beobachtet, daß die Fledermaus einen dieser Falter berührte, der dann aber unverletzt zu Boden fiel. In einem Fall fanden sich die Flügelreste eines Falters im Käfig; der Fang und das Verzehren konnte aber nicht

beobachtet werden. Lautäußerungen wurden bei dieser Art nicht festgestellt.

Mikrolepidoptera

Von den unter der Bezeichnung Mikrolepidoptera zusammengefaßten Faltern fällt die Art Ethmia sp. (Abb. 10B) durch ihre Größe und die auffällig schwarz-gelbe Färbung auf. Bei den Fütterversuchen wurde keines der sieben getesteten Tiere gefressen, ein Tier aber wurde totgebissen. Lautäußerungen wurden nicht festgestellt.

Für die oben behandelten Nachfalter-Familien waren ungenießbare Arten die Ausnahme. Bei den nachfolgend beschriebenen Familien sind sie aber eher die Regel. Aus diesem Grund soll versucht werden, innerhalb einer Familie Gruppen gleicher Charakteristik zu bilden.

Agaristidae

Im Untersuchungsgebiet sind die Agaristiden mit zwei Arten, Aegocera venulia und A. tripartita (Abb. 10B), vertreten. Bei beiden Arten fallen die leuchtend gelben Hinterflügel auf. Bei den Fütterversuchen wurden 71% der getesteten A. tripartita gefressen, gegenüber nur 30% bei A. venulia (Tab. 6). Beide Arten wurden von den Fledermäusen angefliegen und ließen sich bei Kontakt fallen. A. venulia zeigte danach für ein bis zwei Sekunden deutlich die gelben Hinterflügel (wing display), um dann mit dachförmig angelegten Flügeln unbeweglich sitzen zu bleiben. Dieses Verhalten wurde bei A. tripartita nicht beobachtet. Obwohl Stridulationsorgane für die Agaristiden beschrieben sind (Hannemann 1957), wurden während der Versuche keine Lautäußerungen festgestellt.

Von den 67 getesteten A. venulia wurden 5 Tiere von den Fledermäusen totgebissen und fallen gelassen. Von 20 gefressenen Tieren wurde bei sieben Weibchen das Abdomen nicht mitgefressen. Dabei konnte in zwei Fällen beobachtet werden, daß die Fledermaus das Abdomen der weiblichen Falter



Abb. 10: I. Hypsiidae: A1 Aganais ficus, A2 Asota caricae, B1 A. producta, B2 Neochera dominia, C1 Eligma narcissus, C2 Digama hearseyana (oben) und D. fasciata (unten).

II. Agaristidae: A1 Aegocera tripartita, B2 A. venulia. Noctuidae: C1 Polytela gloriosae. Ctenuchidae: A2 Syntomis passalis. Mikrolepidoptera: B2 Ethmia sp.. Pyralidae: C2 Scirpophaga monostigma.

III. Lymantriidae: A Euproctis lunata, B E. scintillans, C E. fraterna, D E. varians, E Porthesia xanthorrhoea. (Reihe 1 Weibchen, Reihe 2 Männchen.)



Abb. 11: Arctiidae: Spilosominae A1 Amsacta albistriga, B1 A. emittens, C1 Creatonotus gangis. Arctiinae A2 Pericallia ricini, B2 Estigmene ceylonensis, C2 Estigmene irregularis, A3 Rhodogastris astreus. Nyctemerinae B3 Nyctemera lacticina, C3 N. plagifera. Micrarctiinae A4 Utetheisa lotrix. Callimorphinae B4 Argina cribraria, C4 A. syringa. Lithosiinae A5 Oenistis entella, B5 Lithosia antica, C5 Lithosia sp., A6 L. reticulata, B6 Asura sp., C6 Siccia subcinera.

"schälte" und nur die Ovariolen fallen ließ. Von den acht gefressenen A. tripartita-Weibchen wurde nur in einem Fall das Abdomen nicht mitgefressen.

Es ist auffällig, daß im September der Anteil der gefressenen A. venuliä höher war als im Oktober und November, was mit einem geringeren Nahrungsangebot im September zu erklären wäre. Für A. tripartita war dies, möglicherweise bedingt durch geringe Anzahl, nicht deutlich (Tab. 7).

Tabelle 7: Zeitliche Verteilung der Fütterversuche bei Aegocera venulia und A. tripartita.

Monat	<u>Aegocera venulia</u>		<u>Aegocera tripartita</u>	
	gefressen	abgelehnt	gefressen	abgelehnt
September	18	14	2	0
Oktober	1	25	2	0
November	0	8	6	5
Dezember	1	0	2	0

Hypsidae

Die sieben Hypsiden-Arten (Abb. 10A), lassen sich in Bezug auf die Ergebnisse bei den Fütterversuchen in drei Gruppen einteilen: I. Aganais ficus, Asota caricae, A. producta und Neochera dominia. II. Digama hearseyana und D. fasciata. III. Eligma narcissus.

Bei den Arten der Gruppe I handelt es sich durchgehend um große Falter mit Vorderflügelängen zwischen 28 und 36mm. Es wurden insgesamt 70 Exemplare getestet, wobei kein Tier gefressen oder auch nur verletzt wurde. Nach dem Einsetzen der Tiere in den Käfig zeigten die Fledermäuse zwar erhöhte Aufmerksamkeit - Ausrichten des Kopfes gekoppelt mit

schnellen Ohrbewegungen -, flogen die Falter aber nicht immer an. Wenn sie die Falter anflogen, drehten sie jedoch immer schon 10 - 15 cm vor ihnen ab; es kam nie zu Kontakt zwischen Falter und Fledermaus. Die Falter flatterten währenddessen andauernd im Käfig umher und setzten sich nicht sofort hin, wie bei den meisten anderen Arten beobachtet. Während des Fluges waren oft auch mit bloßem Ohr wahrnehmbare Stridulationstöne zu hören. Mit dem Bat-detector waren sie bei allen getesteten Tieren nachweisbar (vergl. Kapitel 3.5.3). Alle vier Arten besitzen ein Stridulationsorgan auf den Flügeln (Abb. 22). Nimmt man diese Falter in die Hand, so sezernieren sie einen unangenehm riechenden Schaum im Bereich des Thorax (vergl. Kapitel 3.3.4).

Die beiden Digama-Arten (Gruppe II) sind deutlich kleiner (Vfl: 13 - 17 mm) als die Falter der Gruppe I und haben auffallend gelb gefärbte Hinterflügel. Beide Arten besitzen ebenfalls ein Stridulationsorgan auf den Flügeln (Abb. 22); die Stridulationstöne sind aber so leise, daß sie selbst unter Verwendung des Bat-detectors kaum hörbar waren (vergl. Kapitel 3.5.3). Von 50 getesteten D. hearseyana wurden 25 gefressen und weitere sieben gefangen, aber totgebissen fallen gelassen. Für D. fasciata konnten nur acht Tiere getestet werden, davon wurde ein Tier gefressen, vier weitere gefangen und totgebissen. Beide Digama-Arten wurden von den Fledermäusen angeflogen, dabei kam es regelmäßig zu Kontakt zwischen Falter und Fledermaus, wobei der Falter entweder gefangen wurde oder sich unverletzt fallen ließ.

Eligma narcissus unterscheidet sich deutlich von den Arten der Gruppen I und II durch die Flügelform, fehlendes Stridulationsorgan und im Verhalten. Diese Art flog kaum im Fledermauskäfig und nimmt bei Störung eine auffällige Schreckhaltung ein, bei der das Abdomen in ventraler Richtung gekrümmt wird und die gelben Hinterflügel deutlich sichtbar nach vorne gehalten werden (vergleichbar mit dem von Blest (1964) beschriebenen 'Type II display'). Nimmt man die Falter in die Hand, so sind deutliche Klick-Laute zu

hören (vergl. Kapitel 3.5.3), die im Thorax-Kopf-Bereich erzeugt werden. Von sieben getesteten Tieren wurde kein einziges von den Versuchsflodermäusen gefressen, verletzt oder auch nur berührt. Die Klick-Laute waren während der Fütterversuche nicht zu hören.

Arctiidae

18 Arctiidae-Arten (Abb. 11) wurden in den Fütterversuchen getestet, für einige Arten jedoch nur wenige Exemplare. Nach den Ergebnissen der Fütterversuche und den Unterschieden in den Lautäußerungen (Kapitel 3.5.2) lassen sich folgende Gruppierungen vornehmen:

I. Lithosiinae - Flechtenbären

Dies sind kleine bis sehr kleine Falter (Vfl: 8-14 mm), mit teilweise auffälliger Färbung und einem deutlichen Tymbalorgan (vergl. Fenton und Roeder 1974). Schon bei leichten taktilen Stimuli erzeugen diese Falter mit bloßem Ohr hörbare Klickserien.

Von Lithosia antica und L. sp. wurden je 17 Exemplare getestet und von den Arten Padenia transversa, Asura sp., Lithosia reticulata und Siccia subcinera zusammen insgesamt 10. Die Falter wurden immer von den Flodermäusen angefliegen, aber nur in wenigen Fällen berührt. In der Regel drehten die Flodermäuse kurz vor den Faltern ab (minimaler zu beobachtender Abstand 2 - 3 cm). Zu diesem Zeitpunkt waren oft, abhängig vom Abstand des Bat-detectors, Klick-Serien der Falter zu hören. Auch wenn es zum Kontakt zwischen Falter und Flodermouse kam, waren Klicks zu hören. Die Falter fielen dann, in der Regel unverletzt, zu Boden. Keines der 44 Tiere wurde während der Versuche von den Flodermäusen gefressen. In zwei Fällen (1 Lithosia sp. und 1 L. antica) wurden Falter totgebissen und in weiteren zwei Fällen (1 Litosia sp. und 1 Asura sp.) wurden die Falter verletzt. Diese Fälle ereigneten sich aber immer nur dann, wenn die Flodermäuse den Falter schon mehr als einmal angefliegen hatten.

II. "Bärenspinner" - Arctiinae und Spilosominae

Die sieben im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten sind charakterisiert durch einen kräftigen Körperbau und aposematische Färbung. Mit Ausnahme von Rhodogastria astreus produzieren alle Arten einzelne Klick-Laute, wenn man sie "stark" taktil reizt, z.B. durch leichtes Drücken zwischen den Fingerspitzen. Die Falter, mit Ausnahme von R. astreus, nehmen bei Störung eine typische Schreckstellung ein ('Type II display', Blest 1964).

Amsacta emittens und A. albistriga gehören zu den häufigen Arctiiden im Untersuchungsgebiet. Besonders A. albistriga fällt durch gehäuftes Auftreten an nur wenigen Abenden auf. Von 55 getesteten Tieren wurden 53 gefressen, ein Tier totgebissen und ein weiteres abgelehnt. A. albistriga war bei den Versuchen kaum zum Fliegen zu bewegen, auch bei längerem Fingerschnippen flogen sie nur selten auf. In einem Fall konnte beobachtet werden, daß das Hipposideros bicolor-Männchen eine am Boden sitzende A. albistriga nach kurzem Fingerschnippen zweimal anflog und als dieser klickte, wieder abflog, ohne den Falter zu berühren. Danach flog das H. bicolor-Weibchen an und packte den Falter, obwohl dieser wieder, wenn auch weniger stark, klickte. Der Falter wurde dann ganz gefressen. Bei A. emittens verliefen die Fütterversuche vergleichbar. Von 70 getesteten Tieren wurden 67 gefressen und nur drei abgelehnt; diese wurden aber trotzdem gefangen und in einem Fall totgebissen. Auch für A. emittens konnte beobachtet werden, daß die Fledermäuse ihre Anflüge auf die fliegenden Nachtfalter abbrechen, wenn diese bei Annäherung klickten. Diese Falter wurden dann aber beim zweiten oder dritten Anflug doch gefangen, bzw. dann, wenn sie einmal "vergaßen" zu klicken.

Von 19 gefangenen Cretonotos gangis wurden 17 Tiere gefressen und zwei abgelehnt, die zwar angeflogen, aber nicht berührt wurden. Bei keinem der Versuche konnten Klicks registriert werden, obwohl C. gangis in der Lage ist, Einzelklicks zu produzieren (vergl. Kapitel 3.5.2).

Von Pericallia ricini wurden 10 der 28 getesteten Tiere gefressen (nicht enthalten sind die auf Diät gezüchteten Tiere, vergl. Kapitel 3.3.2). Prozentual wurden 58% der Männchen, aber nur 20% der Weibchen gefressen. Die Falter werden von den Fledermäusen angefliegen und oft auch gefangen. Ungenießbare Falter werden angebissen fallen gelassen, sind aber in der Regel noch flugfähig. Bei einem "Wildfang" und mehreren gezüchteten (e.o.) Tieren waren mit dem Bat-detector auch während des Fluges im Fledermauskäfig ständig Klicks zu hören; auch dann, wenn die Fledermäuse nicht anfliegen. Der "Wildfang" wurde trotz klicken gefangen und gefressen, während die gezüchteten Tiere erst angegriffen wurden, nachdem die Lauterzeugung ausgeschaltet war (vergl. Kapitel 3.3.2).

Für die beiden Estigmene-Arten liegen nur einzelne Beobachtungen vor. Bei E. ceylonensis wurde eins von vier und bei E. irregularis eins von zwei Tieren gefressen. Alle Tiere wurden von den Fledermäusen angefliegen. Für E. ceylonensis gelang es in einem Fall, Klicks aufzunehmen (siehe Kapitel 3.5.2); den wenigen Exemplaren von E. irregularis (n = 4) konnte kein Klicken entlockt werden.

Rhodogastria astreus fällt etwas aus der Gruppe der "Bärenspinner" heraus: Die Falter sind auffällig hell gefärbt mit glasigen Bereichen auf den Vorderflügeln und roten Beinen und Abdomen. Sie nehmen keine Schreckstellung ein, wenn man sie stört, sezernieren dafür aber große Mengen an "Wehrschaum" (Carpenter 1938). Schon bei der leichtesten Störung erzeugen sie deutlich hörbare Klick-Serien (keine Einzelklicks!). Diese auffälligen Eigenschaften lassen R. astreus als einen besonders "wehrhaften" Falter erscheinen, der seine Freßfeinde erfolgreich abwehren kann. Prinzipiell bestätigen die Fütterversuche diesen Eindruck. Nur eine der Versuchsfledermäuse (H.b.4-Weibchen) lernte es, R. astreus zu "probieren" und genießbare Falter zu fressen. Alle anderen Fledermäuse (n = 10, 7 Männchen und 3 Weibchen) lehnten die getesteten Tiere ab, mit Ausnahme von zwei Fällen wo jeweils das Abdomen gefressen, der Thorax mit dem

"Wehrdrüsen" aber fallen gelassen wurde. Diese Fälle ereigneten sich aber im Mai und Juni, als das Insektenangebot einen Tiefststand erreicht hatte. Bedingt durch das dominierende H. bicolor-Männchen, das sich ebenfalls im Käfig befand, hatte die Fledermaus H.b.4-Weibchen gelernt, fast alle Falter auf ihre Genießbarkeit hin zu inspizieren. Für R. astreus konnten drei Entscheidungsstufen unterschieden werden: A. das H.b.4-Weibchen bricht den Anflug bei einer Distanz von etwa 5 cm ab; B. es fängt den Falter und läßt ihn nach dem ersten Zubeißen, manchmal sichtlich angewidert, wieder los; C. es frißt den Falter trotz dessen heftiger akustischer Proteste. Von 94 dem H.b.4-Weibchen gebotenen R. astreus frißt es 52, d.h. die meisten Tiere besaßen keinen chemischen Schutz als sie gefangen wurden, könnten ihn sich aber durch die aktive Aufnahme von PA verschaffen (vergl. Kapitel 3.3.3).

III. Der "Callimorpha"-Typ

Die Arten dieses Arctiidentyps sind auffällig gefärbt und haben eine schlanken Körper (Abb. 11).

Argina cribraria und A. syringa wurden nur in wenigen Exemplaren gefangen. Keins der insgesamt 10 getesteten Tiere wurde bei den Fütterversuchen gefressen und selbst nach 24 h wurden die Falter unverletzt aus dem Fledermauskäfig genommen. Die Fledermäuse flogen die Falter an, drehten aber immer ca. 5 - 10 cm vor den Tieren ab; Kontakt konnte nie beobachtet werden. Die Falter riechen unangenehm nach gemahlenen Crotalaria-Samen und sind aposematisch gefärbt. Klick-Laute konnten während der Versuche nicht registriert werden.

Die beiden Nyctemera-Arten (Abb. 11) produzieren nur selten Klicks, wenn man sie taktil reizt (siehe Kapitel 3.5.2). Die Fledermäuse fliegen die Falter an, aber nur in drei von acht Fällen konnte Kontakt beobachtet werden. In den restlichen Fällen drehten die Fledermäuse schon bei einer Distanz von 5 - 10 cm ab. Keines der acht getesteten Tiere wurde gefressen oder verletzt (vergl. Kapitel 3.3.2).

Der häufigste Vertreter dieser Gruppe ist Utetheisa lotrix (Punktbär), bei dem ebenfalls nur gelegentlich Klicks registriert werden, die aber in einem Fall sogar beim Fliegen im Fledermauskäfig auftraten. Die Fledermäuse flogen die Falter immer an und meist kam es zu Kontakt, bei dem 19 Tiere totgebissen wurden. Insgesamt wurden 111 der 130 getesteten Falter von den Fledermäusen abgelehnt (Tab. 6, vergl. Kapitel 3.3.2).

Ctenuchidae

Zwei Arten von Ctenuchiden (= Syntomidae) kamen im Untersuchungsgebiet vor: Syntomis passalis (Abb. 10B) und S. ochreipuncta. Von den neun getesteten S. passalis wurden acht abgelehnt. Die Fledermäuse flogen die Falter an und in mindestens zwei Fällen wurde Kontakt zwischen Falter und Fledermaus beobachtet. Die kleine S. ochreipuncta (Vfl: 8 mm) wurde nur zweimal getestet und in beiden Fällen sofort gefangen und gefressen. Lautäußerungen konnten bei keiner der beiden Arten festgestellt werden.

Lymantriidae

Von 13 gefangenen Lymantriiden-Arten konnten 10 bestimmt werden. Von sechs dieser Arten (Chaerotricha decussata, Dasichira mendosa, D. pennatulata, Laelia exclamationis, Perina nuda und Porthesia xanthorroea) konnten nur einzelne Exemplare getestet werden, von denen viele von den Fledermäusen abgelehnt wurden. Faßt man die Ergebnisse zusammen, so wurden 8 von 22 Tieren abgelehnt. Bei den noch unbestimmten Arten wurden 10 von 13 Tieren nicht gefressen, aber in der Regel gefangen und verletzt.

Auffällig waren die Ergebnisse für die vier Euproctis-Arten: Euproctis lunata, E. scintillans, E. fraterna und E. varians (Abb. 10C). Für E. lunata sollen die Ergebnisse stellvertretend für diese Gattung beschrieben werden, da diese Art sehr häufig ist. E. lunata trat im Untersuchungsgebiet etwa alle acht Wochen auf und erschien vor 24.00 h in

großen Stückzahlen am Licht im "Botanical Garden" (Abb. 12). Sie war in der Trockenzeit häufiger als während bzw. kurz nach dem Monsun.

Von 767 verfütterten Männchen wurden 761 gefressen, dagegen aber nur 47 von 163 Weibchen, von denen zum Zeitpunkt des Fangs 37 nicht flogen. Bei allen gefressenen Weibchen wurde das behaarte Hinterleibsende fallen gelassen. Bei den anderen Euproctis-Arten wurden auch alle Weibchen abgelehnt, wenn sie flogen (Tab. 8). Bei E. varians wurde aber auch die Hälfte aller getesteten Männchen (4 von 8) abgelehnt. Es war auffällig, daß die Versuchsfledermäuse fliegende Euproctis-Weibchen gar nicht beachteten, die Männchen aber sofort anfliegen und fingen. Die Überprüfung der Fluggeräusche dieser Arten mit dem Bat-detector ergab, daß die Weibchen (auch die Weibchen von Porthesia xanthorrhoea!) beim Flügelschlag Klick-Laute erzeugen (vergl. Kapitel 3.5.3), die den Fledermäusen zur Orientierung dienen konnten. Bei den Männchen wurden diese Laute nicht festgestellt. Die Versuche, die zur Klärung dieses Phänomens durchgeführt wurden, werden in Kapitel 3.3.5 beschrieben.

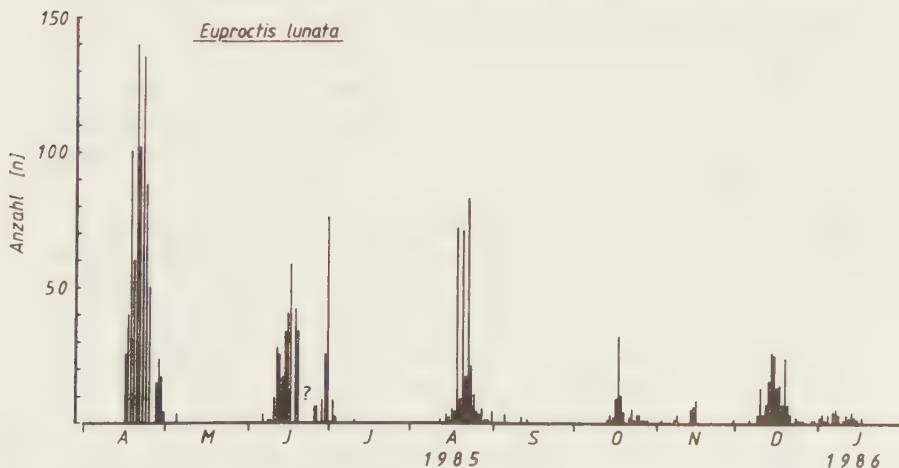


Abb. 12: Auftreten von Euproctis lunata im Botanischen Garten von Mitte April 1985 bis Mitte Januar 1986. Gezählt wurden die Tiere, die sich bis 24:00 auf dem Leuchtturm niedergelassen hatten. ? Für diesen Zeitraum liegen keine Daten vor.

Tabelle 8: Ergebnisse der Fütterversuche für die Gattungen Euproctis und Porthesia.

Art	Männchen		Weibchen			Summe
	+	-	+	++	-	
<u>Euproctis lunata</u>	761	6	10	37	116	930
<u>E. fraterna</u>	2	-	-	1	2	5
<u>E. scintillans</u>	1	-	-	-	10	11
<u>E. varians</u>	4	4	-	-	4	12
<u>Porthesia xanthorrhoea</u>	5	1	2	-	1	9

+ im Flug von Hipposideros bicolor gefangen und gefressen

++ Falter flog nicht als er gefangen wurde

- Falter wurden nicht gefangen

3.3.2 Auf Diät gezogene Arctiiden

Folgende Arctiiden-Arten konnten erfolgreich auf halb-synthetischer Diät (vergl. Kapitel 2.4.3) gezogen werden: Amsacta emittens, Utetheisa lotrix, Nyctemera lacticinia, Cretonotos gangis und Pericallia ricini.

Mit dem Verfüttern von Arctiiden, die auf halbsynthetischer Diät, ohne toxische Substanzen, aufgezogen wurden, soll indirekt gezeigt werden, daß die Nahrung der Raupen einen wesentlichen Anteil am Schutz der Imagines hat. Von Utetheisa lotrix wurden acht gezüchtete Tiere verfüttert und davon sieben Tiere gefressen (Tab. 9), gegenüber 85,4% abgelehnter Tiere bei den Wildfängen. Bei Cretonotos gangis wurden alle 19 gezüchteten Exemplare gefressen, aber auch 90% aller Wildfänge. Bei Amsacta emittens war es umgekehrt: von neun gezüchteten Tieren wurden nur sechs (66,7%) gefressen, aber 95,7% der verfütterten Wildfänge. Von Nyctemera lacticinia wurden sowohl die beiden gezüchteten Tiere als auch die Wildfänge von den Fledermäusen nicht angerührt. Die gezüchteten Tiere wurden nach 24 h unverletzt aus dem Fledermauskäfig entnommen.

Tabelle 9: Ergebnisse der Fütterversuche mit den auf halbsynthetischer Diät gezüchteten Arctiiden.

Art	, Anzahl	gefressen		nicht gefressen	
		n	%	n	%
<u>Creatonotos gangis</u>	19	19	100	0	0
<u>Utetheisa lotrix</u>	8	7	87,5	1	12,5
<u>Amsacta emittens</u>	9	6	66,7	3	33,3
<u>Nyctemera lacticinia</u>	2	0	0	2	100

Auf Diät mit Crotalaria-Samen¹ gezogene Pericallia ricini erbrachten bei den Fütterversuchen keine eindeutige Reaktion der Fledermäuse, die zeigen würde, daß die Raupen PA aus der Nahrung gespeichert haben. Es ist allerdings auch nicht bekannt, ob alle Arctiiden in der Lage sind, als Raupe PA zu speichern. Bei den Fütterversuchen fiel auf, daß P. ricini erst gefressen wurde, nachdem die Lauterzeugung durch die Zerstörung des Tymbalorgans unterbunden wurde. Bei 9 von 12 gefressenen Pericallia-Weibchen schälte die Fledermaus den Hinterleib und es blieben nur die Ovariolen übrig, wie auch schon für Aegocera venulia in Kapitel 3.3.1 berichtet.

3.3.3 Nachtfalter mit PA

Von den sieben Rhodogastria astreus, die die Gelegenheit hatten, reines PA aktiv aufzunehmen, wurde beim späteren Verfüttern kein Tier gefressen, im Gegensatz zu 53,5% bei den "unbehandelten" Wildfängen. Alle Falter wurden in der gleichen Nacht gefangen und hatten vier Tage lang die Möglichkeit, PA aufzunehmen. Die PA-Schale zeigte nach dieser Zeit deutliche Spuren der Benutzung, es konnte aber keines dieser Tiere bei der PA-Aufnahme beobachtet werden. Am 22.11.85 wurden diese sieben Tiere in den Fledermauskäfig gesetzt, wo das H.b.4-Weibchen nach etwa zwei Minuten ein Rhodogastria-Weibchen fängt und nach ca. acht Sekunden

totgebissen fallen laßt. Am nächsten Tag waren zwei weitere Tiere totgebissen, die restlichen vier Tiere aber immer noch unverletzt.

Um die abstoßende Wirkung des PA zu testen, wurden Versuche durchgeführt, bei denen genießbare Nachtfalter, aus den Familien Eriocottidae und Geometridae, am Thorax mit geringsten Mengen PA-Pulver bestäubt und dann den Fledermäusen verfüttert wurden. Da die PA-Menge pro Falter nicht dosierbar war, lassen sich hier keine quantitativen Aussagen machen. Alle 14 so behandelten Nachtfalter wurden von den Fledermäusen gefangen und nach 4 bis 14 Sekunden wieder fallen gelassen. Von einem dieser Falter wurde lediglich das Abdomen gefressen, während die restlichen 13 Tiere vollständig, aber tot, zu Boden fielen.

3.3.4 Der Wehrschaum der Hypsiden und Arctiiden

Bei einigen ungenießbaren Nachtfalter-Arten war bei Störung der Tiere die Sekretion von kleinen Flüssigkeitstropfen ("Reflex-Bluten", Blest 1964) oder von Schaum am Thorax zu beobachten. Besonders Rhodogastria astreus sondert große Mengen Schaum aus prothorakalen Drüsen ab (Carpenter 1938), wenn man die Tiere stört, z.B. sie in die Hand nimmt. Auch die Hypsiden Aganais ficus, Asota caricae, A. producta und Neochera dominia zeigen diese Reaktion auf Störung, wenngleich die sezernierten Mengen auch geringer sind als bei R. astreus. Da von den aufgeführten Hypsiden kein einziges Tier bei den Fütterversuchen gefressen oder auch nur verletzt wurde, wurde "Wehrschaum" von diesen Arten auf genießbare Nachtfalter (Noctuidae) übertragen und diese an die Fledermäuse verfüttert.

Wie schon bei den Versuchen mit PA-Pulver war auch hier das Problem, den Schaum auf einen anderen Falter zu übertragen. Da immer nur eine begrenzte Anzahl an frisch gefangenen Hypsiden zur Verfügung stand und der Schaum von bis zu drei Tieren auf einen genießbaren Falter übertragen wurde, gelangen nur drei eindeutige Experimente. Die erste

Noctuide wurde mit dem Schaum von einem Weibchen von Aganais ficus benetzt und dann in den Fledermauskäfig gesetzt. Durch Schnippen angelockt, landete die Fledermaus zweimal über dem Falter und flog wieder ab, ohne ihn zu berühren. Erst beim dritten Anflug wurde der Falter gepackt, aber sofort wieder fallen gelassen; dabei fiel er in die Wasserschale und wurde eine Minute später doch gefangen und bis auf das Abdomen aufgefressen. Versuche mit zwei weiteren Noctuiden verliefen ähnlich, wobei die Tiere totgebissen, nicht aber gefressen wurden. In diesen beiden Fällen wurde der Schaum von zwei bzw. drei A. ficus auf die Falter übertragen.

Bei vier weiteren Versuchen wurde Schaum von jeweils nur einer Hypside übertragen, es blieben aber nur geringe Mengen davon haften. Diese Falter wurden von den Fledermäusen sofort gefressen. Lediglich ein Tier wurde beim ersten Anflug abgelehnt, doch danach auch gefangen und gefressen.

Zwei Noctuiden, denen der "Wehrschaum" von je einer R. astreus übertragen wurde, wurden von den Fledermäusen gefangen und angebissen fallen gelassen. Ein Anfliegen ohne Kontakt mit dem Falter, wie bei den Versuchen mit dem Schaum von Hypsiden, wurde hier nicht beobachtet.

3.3.5 Die Gattung Euproctis

Euproctis lunata fiel bei den Fütterversuchen erstmals am 16.04.85 auf, als ein Massenauftreten dieser Art einsetzte. Zu dieser Zeit dominierte E. lunata alle anderen Arten am Leuchtturm und war die hauptsächliche Nahrungsquelle für die Versuchsfledermäuse. An den ersten beiden Abenden des Auftretens (16. und 17.04.) wurden die kleinen Männchen (Vfl: 10 - 14 mm) alle gefangen und ganz gefressen, während bei den größeren Weibchen (Vfl: 14 - 20 mm) das Haarbüschel am Abdomenende nie mitgefressen wurde. Am 18.04. wurden dann nicht mehr alle Weibchen (etwa 10 Tiere) gefangen, sie blieben unversehrt im Käfig sitzen, während nach wie vor alle Männchen gefressen wurden. Ab dem 19.04.

wurde dann kein fliegendes Weibchen mehr von den Versuchsfledermäusen gefangen. (Für diesen Zeitraum liegen nur qualitative, nicht aber quantitative Ergebnisse vor.)

Die Fledermäuse flogen die E. lunata-Weibchen nicht einmal mehr an, hatten also gelernt, sie schon auf Distanz von den Männchen zu unterscheiden. Bedingt durch die unterschiedliche Körpergröße, so wurde angenommen, haben Männchen und Weibchen unterschiedliche Flügelschlagfrequenzen, die von den Fledermäusen als Erkennungskriterium genutzt werden könnten. Bei weiteren Fütterversuchen wurden daher große Männchen zusammen mit kleinen Weibchen verfüttert. Obwohl bei diesem Versuch die Flügelschlagfrequenzen für Männchen und Weibchen, bedingt durch etwa gleiche Körpergröße, in der gleichen Größenordnung liegen mußten, wurden nur die Männchen von den Fledermäusen gefangen, die Weibchen aber alle gemieden. Bei fünf Weibchen wurde zusätzlich das Haarbüschel am Abdomen entfernt, was aber nicht in einer Verhaltensänderung bei den Fledermäusen resultierte.

Am 24.04.85, als außer E. lunata kaum andere Nachtfalter-Arten für die Fütterversuche zur Verfügung standen, fraßen die Versuchsfledermäuse 28 von >30 gebotenen E. lunata-Weibchen. Es war aber auffallend, daß diese nur dann gefangen wurden, wenn sie durch Schnippen bewegt wurden, aber nicht, wenn sie mit den Flügeln flatterten. Der Flügelschlag war also ein mögliches Erkennungsmerkmal für die Fledermäuse. Lautaufnahmen zeigten dann, daß die Weibchen mit jedem Flügelschlag Gruppen von Klicks erzeugten (vergl. Kapitel 3.5.3). Diese Klicks konnten bei den Männchen nicht registriert werden.

Die kritischen Versuche, die nahelegen, daß die Fledermäuse die Euproctis-Weibchen an deren Flügelschlag-Klicks erkennen und dann meiden, wurden vom 10. bis 17.01.86 durchgeführt. Zu diesem Zeitpunkt konnten die benötigten Euproctis-Arten und die genießbaren Falter in genügender Anzahl gefangen werden und zwei H. bicolor-Männchen waren seit dem 01.01.86 daran gewöhnt, flatternde Falter von der Pinzette zu fangen. Zwei Versuchsansätze wurden alternierend

verfolgt: I. Füttern mit Pinzette unter Playback (siehe unten) und II. Füttern von je zwei Faltern.

I. Für die Playbackversuche wurden beim Füttern zuvor aufgenommene Flügelschlag-Klicks der Euproctis-Weibchen vom Tonband, unter Verwendung von Teilen der Neurophysiologie-Reizapparatur (vergl. Kapitel 2.5.1), mit natürlicher Lautstärke, zugespielt. Dabei wurden die Falter mit einer Pinzette am Abdomen so gehalten, daß sie ungehindert mit den Flügeln schlagen konnten. Das Tonband wurde jeweils dann gestartet, wenn ein Falter in den Käfig hineingegeben wurde und dann nach 10 Sekunden gestoppt. Die Fledermäuse ignorierten bereits nach wenigen Versuchen die zugespielten Geräusche. Aus diesem Grund konnten pro Abend nur einzelne Versuche durchgeführt werden. Es liegen insgesamt nur 14 Beobachtungen vor. In sechs Fällen wurden die Falter sofort von der Pinzette gefangen und in weiteren vier Fällen nach einem Zeitraum von mehr als fünf Sekunden, noch während das Band lief. Nur in vier der 14 Beobachtungen wurde der Falter erst dann gefangen, als das Tonband abgeschaltet wurde. In diesen Fällen flogen die beiden Fledermäuse die Falter an, verharrten kurz in einem Abstand von 5-10 cm vor dem Falter ("Rütteln") und flogen ohne weitere Annäherung wieder ab.

II. Für den zweiten Versuchsansatz wurden jeweils zwei flatternde Falter zur gleichen Zeit, in einem Abstand von 3 - 5 cm zueinander, in den Käfig gehalten. Dabei wurden folgende Beute-Kombinationen getestet: a) Euproctis-Weibchen plus genießbarer Falter, b) Euproctis-Männchen plus genießbarer Falter und c) zwei genießbare Falter.

a) Bei 28 Versuchsdurchgängen mit Weibchen von verschiedenen Euproctis-Arten (inkl. Porthesia xanthorrhoea) wurden die Falter zwar angeflogen, aber niemals angegriffen, solange das Weibchen flatterte. Stellte es den Flügelschlag ein oder wurde es durch Tarsenkontakt gestoppt, so wurde der noch flatternde, genießbare Falter sofort gefangen. Auch hier zeigten die Fledermäuse das schon oben erwähnte Rütteln vor der Beute. b) Für die Kombination Euproctis-Männchen plus genießbarer Falter liegen nur vier Beobachtungen vor.

In allen vier Fällen wurde der genießbare Falter schon gefangen, während das Euproctis-Männchen noch flatterte. Nur einmal wurde das Männchen angegriffen, aber nicht gefangen. c) Bei den Kontrollversuchen mit je zwei genießbaren Faltern wurden bei allen Versuchen ($n = 8$) die Falter von den Fledermäusen sofort angegriffen und von der Pinzette gefangen.

Beobachtungen von E. lunata unter Rotlicht erbrachten keine Hinweise, daß die Weibchen mit dem beim Flügelschlagen erzeugten Geräusch die Männchen anlocken oder beeinflussen.

3.3.6 Ausschaltung der Lauterzeugung

Um den Einfluß der Lautäußerungen auf die Fanghandlung der Versuchsfledermäuse zu erfassen, wurde diese bei einigen Arten unterbunden. Dazu wurde das Tymbalorgan der Arctiiden durch einen Längsschnitt zerstört und bei den Stridulationsorganen der Hypsiden wurde die Schrilleiste aus dem Flügel herausgeschnitten, was keinen Einfluß auf die Flugfähigkeit hatte. Diese "stummen" Falter wurden dann wie üblich in den Fledermauskäfig gesetzt. Es ergaben sich keine prinzipiellen Unterschiede zwischen stummen und intakten Tieren der gleichen Art (vergl. Tab. 6 mit Tab. 10), d.h. waren intakte Tiere einer Art zu 100% ungenießbar, so gilt dies auch für die stummen Exemplare. Nur bei Digama hearseyana wurden prozentual mehr stumme Tiere gefressen, als solche mit intaktem Stridulationsapparat (vergl. Tab. 6 und 10).

Qualitative Änderungen im Verhalten der Fledermäuse waren deutlich sichtbar. Die Fledermäuse flogen näher an die stummen Falter heran, bevor sie eine Entscheidung trafen und es kam häufiger zu Kontakt zwischen Fledermaus und Falter. Diese Verhaltensänderung wurde besonders am H.b.4-Männchen beobachtet, das sonst kaum Notiz von diesen Arten nahm. Bei einem Aganais ficus konnte dies gut beobachtet werden: während die Fledermaus beim intakten Tier schon bei einer Entfernung von etwa 15 cm abdrehte, flog sie das gleiche, aber stumme Tier bis auf etwa 5 cm an.

Tabelle 10: Fütterversuche mit ausgeschalteter Lauterzeugung

Familie	Art	gefressen	abgelehnt
		n	n
Arctiidae			
	<u>Rhodogastria astreus</u>	2	3
	<u>Utetheisa lotrix</u>	0	9
	<u>Lithosia antica</u>	0	2
	<u>Lithosia sp.</u>	0	2
Hypsidae			
	<u>Aganais ficus</u>	0	8
	<u>Digama hearseyana</u>	6	1

3.4 Das Hörvermögen der Nachtfalter

3.4.1 Die Hörcharakteristika der Arten

Es wurden insgesamt 155 Audiogramme von 68 Nachtfalter-Arten gemessen. Diese gehören zu den Familien: Agaristidae, Arctiidae, Drepanidae, Geometridae, Hypsidae, Lymantriidae, Noctuidae, Notodontidae und Pyralidae. Für die Familien Hypsidae und Drepanidae wurden hiermit erstmals Audiogramme gemessen. Alle untersuchten Arten, der oben genannten Familien, besaßen funktionstüchtige Tympanalorgane, auch wenn bei einzelnen Individuen die Ableitung vom "Hörnerv", bedingt durch unsaubere Präparation oder schlechte Elektroden, erfolglos war. Insbesondere bei der Gattung Euproctis (Lymantriidae) war der Nerv IIIN1b sehr dünn und deshalb nur etwa 20% aller Präparationen erfolgreich.

Mit Ausnahme von Laelia exclamationis (Lymantriidae), die unten beschrieben wird, lagen die Bestfrequenzen (BF = Frequenz mit niedrigster Antwortschwelle) bei allen Audiogrammen zwischen 20 und 65 kHz und die Antwortschwellen bei

der BF zwischen 25 und 59 dB SPL (Abb. 13). Alle Audiogramme waren breit abgestimmt, mit Q_{10dB} Werten zwischen 0,2 und 2,2 ($Q_{10dB} = \text{BF/Bandbreite des Audiogramms 10 dB über der Antwortschwelle der BF}$). Neuronale Antworten bei 10 kHz, der niedrigsten getesteten Frequenz, wurden für alle Tiere registriert (Antwortschwellen zwischen 36 und 77 dB SPL). Dagegen konnte die Schwelle bei 200 kHz nur für 131 der 155 gemessenen Tiere ermittelt werden, da der maximale Schalldruck des Lautsprechers bei dieser Frequenz nur 80 dB SPL betrug. Frequenzen über 200 kHz wurden nicht systematisch getestet, jedoch konnten bei je einem Tier von Laelia exclamationis und Enmodonia unistrigata (Noctuidae) Antworten bis 350 kHz (Intensität nicht geeicht!) registriert werden. In Tab. 11 sind die wichtigsten charakteristischen Werte der Audiogramme, gemittelt für alle Arten und die gemittelten Werte für die verschiedenen Familien zusammengestellt.

Audiogramme einer Art zeigten in der Regel geringe Variabilität der Antwortschwellen. Als Beispiel sei Pygospila sp. (Pyrallidae) genannt, wo die Antwortschwellen der drei gemessenen Tiere, für Frequenzen bis 150 kHz, nur maximal 6 dB Differenz aufweisen (Abb. 14). Die Abb. 14, 15 und 16 zeigen typische Audiogramme von Arten aus verschiedenen Familien.

3.4.2 Hören im hochfrequenten Ultraschallbereich

Das Hörvermögen der untersuchten Nachtfalter im hochfrequenten Ultraschallbereich soll hier gesondert betrachtet werden, da im Untersuchungsgebiet zwei Fledermaus-Arten, Hipposideros speoris und H. bicolor mit CF-Echoortungssignalen von etwa 135 bzw. 155 kHz, zu den häufigsten Fledermäusen gehören. Da fast alle hier untersuchten Nachtfalter im "Botanical Garden" gefangen wurden, wo beide Hipposideros-Arten regelmäßig bei der Jagd beobachtet wurden, ist davon auszugehen, daß sie zur potentiellen Beute dieser Fledermäuse gehören.

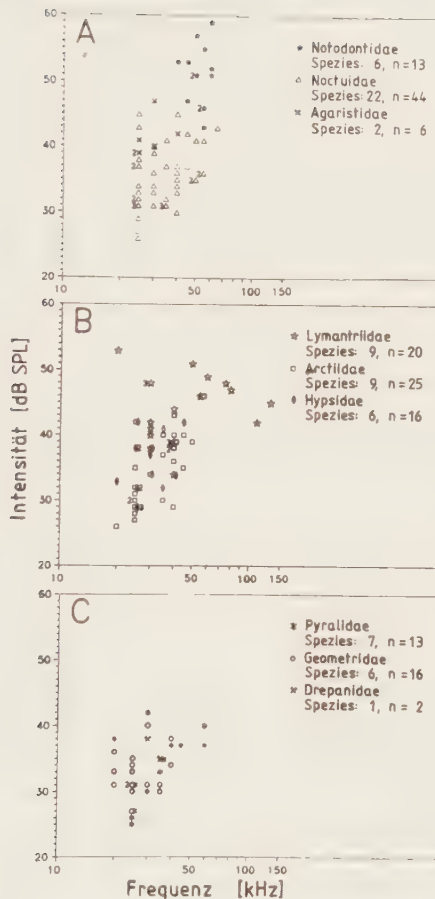


Abb. 13: Beste Frequenz (BF) und Schwelle bei BF für alle gemessenen Audiogramme geordnet nach (A - C) der Zahl der A-Zellen pro Tympanalorgan.
A Notocontidae mit einer A-Zelle und Noctuidae und Agaristidae mit zwei A-Zellen. **B** Lymantriidae, Arctiidae und Hypsiidae mit zwei A-Zellen. **C** Pyralidae, Geometridae und Drepanidae mit vier A-Zellen. n = Anzahl der pro Familie gemessenen Audiogramme. Tritt ein Meßpunkt mehr als einmal auf, so ist die Anzahl neben den Symbolen angegeben.

Tabelle 11: Die wichtigsten akustischen Parameter gemittelt für alle Arten

Familie	Art	Anzahl	BF	SD	Schwelle bei BF	SD	Q _{10dB}	SD	Schwelle bei 135 kHz	SD	Schwelle bei 155 kHz	SD
		n	(kHz)		(dB SPL)				(dB SPL)		(dB SPL)	
Arctiidae												
	<i>Rhodogastria astraeus</i>	4	40	2,5	37,3	1,9	0,8	0,1	64,8	6,6	65,0	8,0
	<i>Pericallia ricini</i>	3	25	14,1	41,0	4,5	0,8	0,4	57,0	0,8	61,3	3,1
	<i>Amaseta emittens</i>	4	40	2,4	39,7	0,5	1,1	0,1	60,3	4,0	66,7	2,6
	<i>Utetheisa lotrix</i>	3	30	6,2	31,0	2,2	0,7	0,1	68,0	0,8	72,0	1,6
	<i>Nyctemera lactinia</i>	3	25	4,7	29,0	1,4	0,7	0,03	68,0	5,7	76,0	5,7
	<i>Argina syringa</i>	2	25	0,0	31,5	0,5	1,1	0,0	68,5	2,5	76,5	1,5
	<i>Argina cribraria</i>	3	25	4,7	31,3	4,0	0,6	0,1	77,7	4,1	81,3	6,8
	<i>Lithosia antica</i>	3	40	4,7	40,0	2,2	1,0	0,2	64,7	5,5	64,0	2,9
	<i>Oenistis entella</i>	1	20	-	26	-	0,9	-	76	-	71	-
	Summe	25	35	9,2	35,0	5,4	0,8	0,2	66,4	7,4	69,9	8,1
Hypsiidae												
	<i>Asenais ficus</i>	3	25	0,0	31,0	1,4	0,9	0,2	65,7	0,5	73,0	4,2
	<i>Asota caricac</i>	1	40	-	34	-	0,5	-	53	-	57	-
	<i>Neochora dominia</i>	3	25	0,0	32,0	4,2	1,5	0,6	71,7	2,4	>78,5	0,5
	<i>Digama hearseyana</i>	3	30	2,4	34,7	2,5	1,3	0,4	55,3	2,4	59,0	3,6
	<i>Digama fasciata</i>	3	25	2,4	37,7	3,7	0,9	0,03	63,7	2,5	66,0	5,9
	<i>Eligma narcisus</i>	3	35	6,2	40,0	2,2	0,6	0,01	66,0	7,1	75,3	1,7
	Summe	16	30	6,4	35,0	4,4	1,0	0,5	63,7	6,8	>69,0	8,3
Noctuidae												
	<i>Polytela gloriosae</i>	3	30	7,1	44,3	0,9	0,8	0,1	67,3	4,1	79,0	2,9
	<i>Carea sp.</i>	3	50	2,4	35,3	0,5	1,0	0,0	46,3	3,1	56,3	6,9
	<i>Tarache upseion</i>	2	50	2,5	41,0	0,0	0,8	0,1	57,0	3,0	57,5	0,5
	<i>Tarache nitidula</i>	3	40	7,1	39,3	2,1	0,7	0,1	57,3	2,5	63,7	6,2
	<i>Heliothis ararigua</i>	1	35	-	41	-	0,7	-	61	-	69	-
	<i>Pythiana sp.</i>	1	25	-	26	-	1,1	-	57	-	65	-
	<i>Prodotia stolidia</i>	3	30	4,7	37,0	0,0	0,7	0,2	63,7	2,5	73,0	6,4
	<i>Grammodes geometrica</i>	3	30	4,1	31,7	0,9	0,6	0,1	59,7	1,9	63,7	1,2
	<i>Trigonodes hyppasia</i>	3	30	4,7	30,7	1,2	0,8	0,2	55,7	2,6	61,7	2,1
	<i>Spodoptera litura</i>	3	30	2,4	35,7	5,2	0,7	0,1	53,0	1,6	59,0	3,7
	<i>Dysgonia stuposa</i>	2	30	7,5	33,5	2,5	0,7	0,03	64,0	6,7	79,7	3,8
	<i>Speiroidonia helicina</i>	3	35	4,7	31,3	1,2	0,6	0,2	49,3	0,9	65,3	3,0
	<i>Ennodonia unistrigata</i>	3	35	6,3	35,7	1,2	1,0	0,3	55,0	2,9	62,3	2,1
	<i>Leocyma cypnus</i>	1	40	-	34	-	1,4	-	59	-	72	-
	<i>Oreasia emarginata</i>	1	30	-	34	-	0,9	-	59	-	71	-
	<i>Argira sp.</i>	1	25	-	27	-	1,4	-	70	-	74	-
	<i>Othreis materna</i>	1	20	-	25	-	0,9	-	66	-	73	-
	unident. Noctuidae	4	30	6,5	33,8	2,9	0,7	0,3	56,5	7,5	62,5	6,2
	Summe	44	35	10,5	35,1	4,8	0,8	0,2	58,7	9,4	64,5	9,0
Agaristidae												
	<i>Aegocera venulia</i>	3	30	6,2	43,3	2,6	0,9	0,4	72,0	4,1	73,7	2,9
	<i>Aegocera tripartita</i>	3	25	2,4	39,9	0,5	1,1	0,2	62,3	4,8	66,3	5,8
	Summe	6	30	5,3	41,3	2,7	1,0	0,3	67,2	6,6	70,0	5,9
Lymantriidae												
	<i>Euproctis scintillans</i>	3	40	8,2	43,7	5,3	1,3	0,7	70,3	2,1	79,3	4,5
	<i>Euproctis lunata</i>	1	40	-	39	-	1,4	-	54	-	58	-
	<i>Porthesia xanthorrhoea</i>	4	40	12,2	45,8	2,9	1,1	0,1	65,0	6,5	>70,7	5,4
	<i>Perina nuda</i>	2	30	0,0	40,0	2,0	0,6	0,0	62,0	3,0	68,0	5,0
	<i>Laelia exclamatoria</i>	4	100	22,5	45,5	2,3	0,8	0,2	50,0	3,5	49,5	3,6
	<i>Chaetotricha decussata</i>	1	55	-	46	-	1,2	-	62	-	68	-
	<i>Dasychira mendosa</i>	2	25	5,0	50,5	6,3	0,5	0,2	73,0	15,0	75,5	15,5
	<i>Lymantria sp.</i>	2	35	5,0	37,0	3,0	1,1	0,1	55,5	6,5	57,0	2,0
	unident. Lymantriidae	1	30	-	48	-	0,2	-	55	-	62	-
	Summe	20	50	28,4	44,2	4,8	0,9	0,4	61,2	10,1	>65,1	12,1
Notodontidae												
	<i>Anthena servula</i>	4	50	7,4	54,0	3,0	0,7	0,1	>71,7	9,4	>73,5	1,5
	<i>Turnaca ernstina</i>	3	55	2,4	46,7	3,3	0,7	0,3	56,3	1,7	60,0	2,8
	<i>Cerura wisoi</i>	3	55	4,7	54,7	2,1	0,9	0,2	70,7	4,1	74,7	3,8
	<i>Anticrya combusta</i>	1	50	-	51	-	0,5	-	71	-	69	-
	unident. Notodontidae	2	50	5,0	46,5	0,5	1,1	0,1	75,0	8,0	74,5	1,5
	Summe	13	50	6,1	51,1	4,4	0,8	0,2	>68,2	9,2	>70,0	6,9
Pyralidae												
	<i>Omphisma anastomosalis</i>	1	60	-	40	-	0,8	-	51	-	53	-
	<i>Pygospila sp.</i>	3	25	0,0	26,0	0,8	0,5	0,04	44,7	1,2	53,3	2,4
	<i>Botyodes asialis</i>	2	30	2,5	30,5	0,5	0,7	0,3	60,0	11,0	63,0	12,0
	<i>Polygrammodes sp.</i>	3	40	4,7	35,0	1,6	0,6	0,02	49,3	3,4	51,3	2,1
	<i>Hyposipyla robusta</i>	2	30	10,0	37,5	0,5	0,7	0,2	62,5	0,5	73,0	1,7
	unident. Pyralidae	2	45	15,0	39,5	2,5	0,9	0,3	58,5	2,5	58,5	3,5
	Summe	13	35	13,0	33,7	5,3	0,7	0,2	53,5	8,2	58,2	9,1
Geometridae												
	<i>Macaria sp.</i>	3	25	2,4	33,7	2,1	0,6	0,1	74,0	3,6	79,0	5,9
	<i>Biston suppressaria</i>	2	35	4,7	37,3	2,5	0,7	0,1	66,0	7,5	75,0	6,2
	<i>Dilinia sp.</i>	2	20	0,0	32,0	1,0	0,6	0,1	66,5	3,5	75,0	2,0
	<i>Boarmia sp.</i>	3	25	0,0	32,3	3,8	0,9	0,3	81,7	6,8	>85,0	6,0
	<i>Epione sp.</i>	3	25	2,4	30,7	0,5	0,8	0,1	57,7	4,1	62,0	5,7
	<i>Hypsidra sp.</i>	2	25	0,0	30,5	0,5	1,2	0,1	66,0	0,0	76,0	8,0
	Summe	16	30	6,4	32,8	3,2	0,8	0,3	68,9	9,4	75,7	9,9
Drepanidae												
	<i>Oreta sp.</i>	2	30	2,5	36,5	1,5	1,4	0,1	62,5	4,5	65,5	1,5
Bombycidae												
	<i>Ocinera varians</i>	2	30	-	93	-	-	-	-	-	-	-
Lasiocampidae												
	<i>Taragama siva</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cossidae												
	<i>Azygophleps scalaris</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	unident. Cossidae	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Geht man davon aus, daß diese Fledermäuse Echoortungs-
laute mit einer Intensität von etwa 100 dB SPL aussenden und
berücksichtigt man die atmosphärische Abschwächung (Lawrence
und Simmons 1982), so kann man annehmen, daß ein hörfähiger
Nachtfalter eine anfliegende Hipposideros-Fledermaus auf
eine Entfernung von 1 - 2 m mit einem Schalldruck Pegel von
etwa 60 dB SPL wahrnimmt. Unter diesem Aspekt wurde bei
allen untersuchten Nachtfaltern die Hörschwelle bei 135 und
155 kHz betrachtet und 60 dB SPL als willkürliches
Schwellenkriterium für gutes Hören in diesem Frequenzbereich
herangezogen. Von den 68 untersuchten Nachtfalter-Arten
zeigen 25 gutes Hörvermögen bei 135 kHz, mit mittleren
Antwortschwellen bis hinab auf 45 dB SPL bei Pygospila sp.
(Pyralidae). Nur 13 Arten dagegen weisen ein gutes
Hörvermögen bei 155 kHz auf und die niedrigste mittlere
Antwortschwelle beträgt 51 dB SPL bei Polygrammodes sp.
(Pyralidae, Tab. 11).

Die untersuchten Nachtfalter-Familien, mit Ausnahme der
Noctuidae und Pyralidae, zeigen mittlere Antwortschwellen
zwischen 61 und 69 dB SPL bei 135 kHz und zwischen 65 und 75
dB SPL bei 155 kHz (Tab. 11). Bei diesen Mittelwerten
bleiben die Audiogramme unberücksichtigt, für die die
Antwortschwelle nicht mehr bestimmt werden konnte, da die
Leistung des Lautsprechers nicht ausreichte. Solche Fälle
sind in Tab. 11 mit ">" gekennzeichnet. Bei den Noctuidae
zeigten 12 von 22 untersuchten Arten ein gutes Hörvermögen
bei 135 kHz, aber nur noch vier bei 155 kHz. Die Familie
Pyralidae, mit mittleren Antwortschwellen von 53,5 dB SPL
bei 135 kHz und von 58,2 dB SPL bei 155 kHz, hat von allen
untersuchten Familien die höchste Hörempfindlichkeit in
diesem Frequenzbereich (Tab. 11).

3.4.3 Abstimmung des Gehörs auf hohe Frequenzen

Im Vergleich zu allen anderen untersuchten Nachtfalter-
Arten ist die Frequenzabstimmung des Gehörs von Laelia

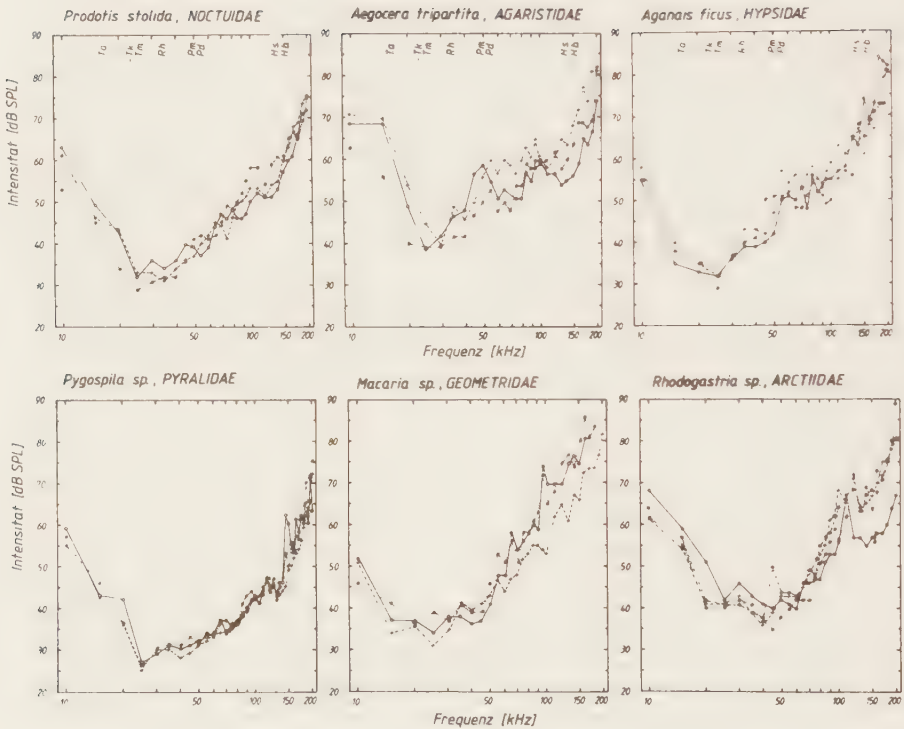


Abb. 14: Audiogramme von sechs Nachfalter-Arten aus verschiedenen Familien. Der Name der Arten und der Familien ist über den einzelnen Abbildungen angegeben. Für jede Art, mit Ausnahme von *Rhodogastria* (4 Audiogramme), wurden Audiogramme von drei Tieren gemessen. In der oberen Reihe der Abbildungen sind zusätzlich die Frequenzbereiche angegeben, in denen die Echoortungslaute der sympatrischen Fledermaus-Arten ihre maximale Energie aufweisen. T.a. *Tadarida aegyptiaca*, T.k. *Taphozous kachhensis*, T.m. *T. melanopogon*, R.h. *Rhinopoma hardwickei*, P.d. *Pipistrellus dormeri*, P.m. *P. mimus*, H.s. *Hipposideros speoris* und H.b. *H. bicolor*.

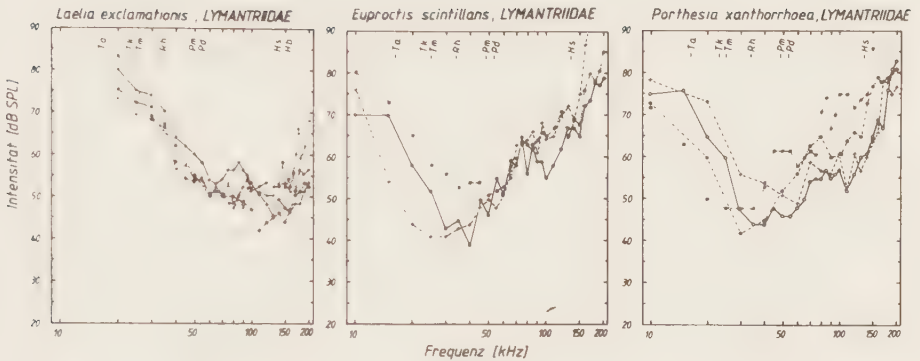


Abb. 15: Audiogramme von drei Arten von Lymantriiden: Laelia exclamatoris (n = 4), Euproctis scintillans (n = 3) und Porthesia xanthorrhoea (n = 4). Details wie in Abb. 14.

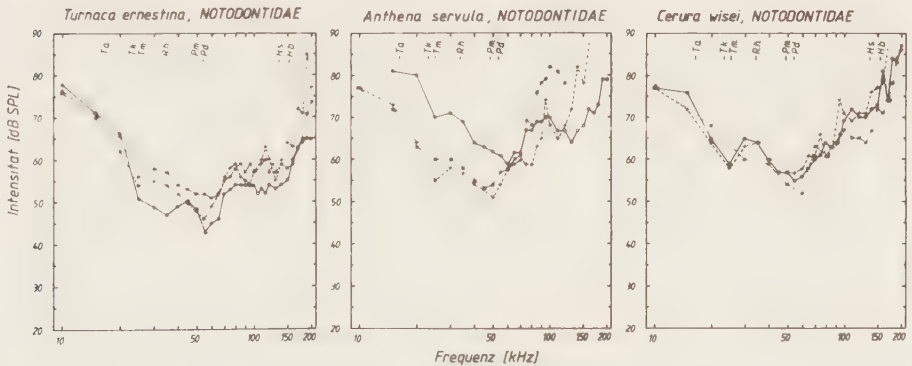


Abb. 16: Audiogramme von drei Arten von Notodontiden: Turnaca Ernestina (n = 3), Anthena servula (n = 3) und Cerura wisei (n = 3). Details wie in Abb. 14.

exclamationis (Lymantriidae) einzigartig. Audiogramme von vier Individuen wurden gemessen und haben BF zwischen 80 und 130 kHz und Antwortschwellen bei BF zwischen 42 und 48 dB SPL, vergleichsweise niedrig für diese Frequenzen (Abb. 13 und 15). Antwortschwellen konnten erst ab 20 kHz bestimmt werden und es ist davon auszugehen, daß die Schwelle für 10 kHz über 80 dB SPL liegt, der maximalen Intensität des Lautsprechers bei dieser Frequenz. Der mittlere Q_{10dB} Wert von 0,8 ist vergleichbar mit dem anderer Arten.

Die Audiogramme von Turnaca ernestina (Notodontidae), Aegocera tripartita (Agaristidae) und Rhodogastria astreus (Arctiidae) zeigen einen sekundären Sensitivitätsgipfel über 100 kHz (Abb. 14 und 16), jedoch liegen die Antwortschwellen deutlich über 50 dB SPL und sind daher nicht mit der Sensitivität von Laelia exclamationis zu vergleichen.

3.4.4 Die Hörcharakteristika der Familien

Da die untersuchten Nachtfalter mit Tympanalorgan ein vergleichbares Hörvermögen (bzw. ähnliche Audiogrammverläufe) zeigten, wurden die einzelnen Audiogramme für die verschiedenen Nachtfalter-Familien gemittelt, um mögliche familienspezifische Charakteristika zu erkennen (Abb. 17). Für die Familien Agaristidae, Arctiidae, Drepanidae, Geometridae, Hypsidae, Noctuidae und Pyralidae liegen die BF dieser gemittelten Audiogramme bei 30 und 35 kHz, mit Antwortschwellen zwischen 32,8 und 41,3 dB SPL (Tab. 11, Abb. 17). Die zwischen der Tab. 11 und der Abb. 17 auftretenden Unterschiede in den Absolutwerten resultieren aus zwei verschiedenen Wegen der Berechnung. Tab. 11 gibt als BF das Mittel aller einzelnen BF an, während in Abb. 17 das Mittel für die jeweiligen Frequenzen berechnet wurde und die niedrigste Antwortschwelle als gemittelte BF hervorgeht. Die mittleren Q_{10dB} Werte dieser Familien lagen zwischen 0,7 und 1,4 (Tab. 11). Von der BF ausgehend steigen die Antwortschwellen kontinuierlich an und ihre Variabilität innerhalb dieser sieben Familien ist recht einheitlich (Abb. 17). Mit

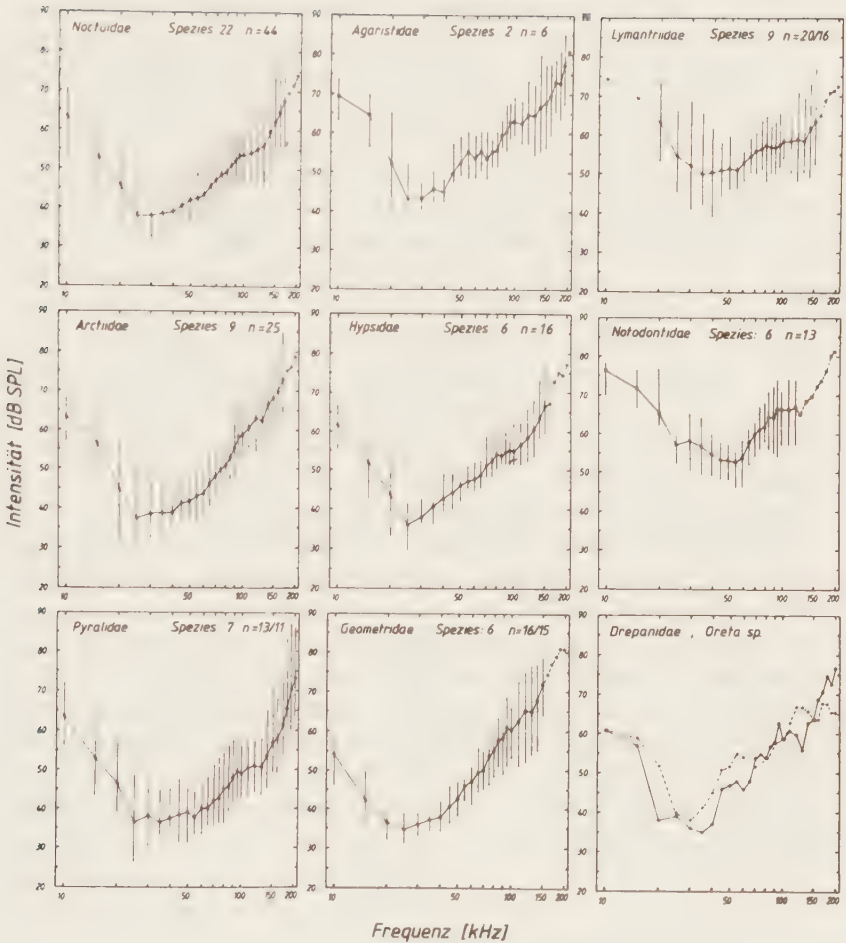


Abb. 17: Gemittelte Audiogramme für acht Nachtfalter-Familien und zwei Audiogramme von *Oreta* sp., als einzigem Vertreter der Familie Drepanidae. Familienname, Anzahl der untersuchten Arten und Anzahl der gemessenen Audiogramme sind über jedem Audiogramm angegeben. In einigen Fällen sind die Anzahl der vollständigen Audiogramme (erster n-Wert) und die Anzahl der Audiogramme, für die nur eine Sequenz von Frequenzen gemessen werden konnte (zweiter n-Wert), angegeben. Die mit durchgehender Linie verbundenen Punkte zeigen die gemittelten Werte für jede Frequenz und die vertikalen Balken repräsentieren den Bereich zwischen dem 10% und dem 90% Perzentil-Wert, mit Ausnahme der Agaristidae, wo der gesamte Streubereich angegeben ist. Die offenen Kreise stellen die Werte dar, für die die Schwelle nicht bei allen Tieren gemessen werden konnte, bedingt durch die limitierte Lautstärke des Lautsprechers. Die Frequenzen bis 100 kHz sind in 5 kHz-Schritten, über 100 kHz in 10 kHz-Schritten angegeben.

Ausnahme der Notodontidae und Lymantriidae zeigen die gemittelten Audiogramme auffallende Gleichartigkeit, lediglich die absoluten Antwortschwellen unterscheiden sich um wenige dB (Abb. 17).

Die gemittelten Audiogramme für die Lymantriidae und Notodontidae zeigen eine zu höheren Frequenzen verschobene Abstimmung und deutlich höhere Antwortschwellen (Abb. 13 und 17). Für die Lymantriidae errechnet sich eine BF von 50 kHz und eine Antwortschwelle bei BF von 44,2 dB SPL (Tab. 11). Die BF der einzelnen Audiogramme lagen zwischen 20 und 130 kHz, dem größten Bereich unter den untersuchten Nachtfalter-Familien (Abb. 13). Diese weite Streuung der BF spiegelt sich auch in einer relativ hohen Variabilität der Antwortschwellen im gemittelten Audiogramm wider (Abb. 17). Im Vergleich zu den Lymantriidae weisen die Notodontidae ein noch schlechteres Hörvermögen auf. Die gemittelte BF liegt auch bei 50 kHz, jedoch ist ihr Streubereich auf 40 bis 60 kHz beschränkt (Abb. 13). Die Antwortschwelle bei BF beträgt 51,1 dB SPL (Tab. 11) und die Variabilität für den Frequenzbereich bis 120 kHz ist gleichbleibend niedrig (Abb. 17). Im Vergleich zu denen der anderen Nachtfalter-Familien, sind die Anstiegsflanken der Antwortschwellen in den gemittelten Audiogrammen für die Lymantriidae und die Notodontidae weniger steil (Abb. 17), jedoch sind die Q_{10dB} Werte, mit 0,8 bzw. 0,9, vergleichbar (Tab. 11).

3.4.5 Nachtfalter ohne Tympanalorgan

Eggers (1919) fand keine Tympanalorgane bei den Cossidae, Lasiocampidae und Bombycidae. Zur Kontrolle wurden in dieser Studie Ableitungen vom Nerv IIIN1b bei Vertretern dieser Familien vorgenommen. Bei zwei untersuchten Cossidae und einer Lasiocampidae konnten keine Antworten auf akustische Reize gemessen werden.

Dagegen wurde bei zwei Tieren der Art Ocinera varians (Bombycidae) eine neuronale Antwort auf akustische Stimuli registriert. In einem Frequenzbereich von 28 bis 36 kHz,

konnten bei einer niedrigsten Antwortschwelle von 93 dB SPL ein bis zwei Aktions-Potentiale pro Schallpuls ausgelöst werden. Intensitäten über 95 dB SPL konnten nicht getestet werden, da sie die Leistungsgrenze der Apparatur überschritten. Da bei O. varians visuell kein Tympanalorgan nachweisbar war und die Tiere nur eine Körperlänge von 11 bzw. 12 mm hatten, bleibt offen, ob die Ableitungen bei so hohen Schalldrücken nicht unphysiologisch waren.

3.5 Lautäußerungen bei Nachtfaltern

3.5.1 Die Verbreitung von Lautäußerungen

Im Rahmen der durchgeführten Fütterversuche wurden akustisch aktive Arten in folgenden Familien gefunden: Arctiidae, Hypsidae, Lymantriidae, Noctuidae und Sphingidae (Tab. 12).

Die Methoden der Lauterzeugung sind bei den einzelnen Familien unterschiedlich, die erzeugten Laute lassen sich aber alle als Pulse bzw. Klicks, oder als aus solchen zusammengesetzten Silben beschreiben. Mit Ausnahme der Laute des Totenkopfschwärmers (Acherontia styx) liegt die Hauptenergie dieser Laute im Ultraschallbereich (>20 kHz). Nachfolgend sollen die Lautäußerungen der untersuchten Nachtfalter getrennt nach Familien und/bzw. der Art der Erzeugung beschrieben werden.

3.5.2 Laute von Tymbal- oder ähnlichen Organen

Arctiidae

Die meisten Arctiiden erzeugen Schallpulse mit dem sogen. Tymbalorgan (zu Bau und Funktion siehe Blest et al. 1963). Die einzelnen Pulse haben eine Länge von <1 ms und besitzen die Charakteristik einer gedämpften Schwingung. Obwohl Forbes und Franclemont (1957) bei Argina cribraria von einem großen Tymbalorgan sprechen, konnte für diese Art und für A. syringa in keiner Versuchssituation Lauterzeugung

Tabelle 12: Lauterzeugung: Intensität und Stimulationsschwelle der Laute der untersuchten Nachtfalter-Arten.

Familie Art	genieß- bar	Laut- erzeu- gung	Intensität Peak hold dB SPL	taktil. Stimu- lus *
Ctenuchidae				
Syntomis passalis	-	-	-	
Arctiidae				
Rhodogastria astreus	-+	+	103 - 112	l
Pericallia ricini	-	+	82 - 86	F-s
Cretonotos gangis	-+	+	90 - 94	s-F
Estigmene ceylonensis	-+	+	?	m
Amsacta emittens	-+	+	91 - 96	m-s
A. albistriga	-+	+	92 - 96	F-s
Utetheisa lotrix	-	+	78 - 82	s-F
Nyctemera lacticinia	-	+	80 - 86	s
N. plagifera	-	+	88	s
Argina syringa	-	-	-	
A. cribraria	-	-	-	
Lithosia antica	-	+	78	m
Lithosia sp.	-	+	?	m
Lithosia reticulata	-	+	86 - 91	m
Siccia subcinera	-	+	80 - 86	l
Padenia transversa	-	+	?	l
Asura sp.	-	+	88 - 90	m
Oenistis entella	?	+	?	F
Hypsiidae				
Aganais ficus	-	+	94 - 96	
Asota caricae	-	+	90 - 92	
A. producta	-	+	90 - 93	
Neochera dominia	-	+	?	
Digama hearseyana	-	+	?	
D. fasciata	-	+	?	
Eligma narcissus	-	+	?	l
Agaristidae				
Aegocera venulia	-	-	-	
A. tripartita	-+	-	-	
Noctuidae				
Polytela gloriosae	-	-	-	
Carea sp. Männchen	+	+	91 - 95	l
Pyralidae				
Scirpophaga monostigma	-	-	-	
Lymantriidae				
Euproctis lunata Weib.	-+	+	81 - 86	
E. fraterna Weibchen	-+	+	84 - 94	
E. scintillans Weib.	-	+	73 - 80	
E. varians Weib.	-	+	89 - 94	
Porthesia xanth. Weib.	-+	+	80 - 82	
Mikrolepidopt.				
Ethmia sp.	-	-	-	

* l= leicht, m= mittel, s= stark, F= nur wenn vokalisierende Fledermäuse anwesend sind

beobachtet werden. Für Estigmene irregularis ist ebenfalls nicht klar, ob Lauterzeugung stattfindet, da nur zwei Exemplare gefangen wurden, die nicht erschöpfend auf ihre akustischen Eigenschaften hin untersucht werden konnten.

Nach ihrer Lautstruktur lassen sich die Arctiiden-Arten in zwei Gruppen aufteilen: a) Arten die einzelne Pulse oder Pulspaare erzeugen und solche, die b) Pulsserien bzw. Silben erzeugen. In Anlehnung an Blest (1964) und Fullard und Fenton (1977) soll die taktile Auslöseschwelle der akustischen Signale als weiteres Kriterium herangezogen werden, um die Lauterzeugung der Arctiiden zu charakterisieren. Dazu wurden folgende vier Abstufungen vorgenommen: I. leichte, II. mittlere, III. starke taktile Stimulation zur Auslösung der Lauterzeugung notwendig und IV. Lautäußerungen nur bei taktiler Stimulation in Anwesenheit von vokalisierenden Fledermäusen. Als zusätzliches Kriterium muß erwähnt werden, daß einige Arten schon während des Fluges im Fledermauskäfig Laute erzeugen.

a) Die einzelne Pulse bzw. Pulspaare erzeugenden Arten sind: Pericallia ricini, Creatonotos gangis, Estigmene ceylonensis, Amsacta emittens, A. albistriga, Utetheisa lotrix, Nyctemera lacticinia und N. plagifera (Abb. 18). Unter diesen Arten finden sich fakultativ genießbare wie ungenießbare Arten (Tab. 12) und die taktile Stimulationschwelle reicht von "mittel" bei E. ceylonensis und A. emittens, bis "nur in Anwesenheit von Fledermäusen" bei P. ricini und A. albistriga (Tab. 12). Bei einzelnen Exemplaren von A. emittens erwies sich leichtes Anblasen als starker, die Lauterzeugung auslösender Reiz. Andere Exemplare dieser Art reagierten dagegen nicht auf diesen Stimulus. Die Intensität der Laute liegt zwischen 78 und 96 dB SPL (Tab. 12). Die Laute der einzelnen Arten haben ihre höchste Intensität zwischen 28,2 und 68,7 kHz (Tab. 13 und Abb. 19). Die Leistungsspektren zeigen keinen deutlichen Unterschied zu denen der Arten mit Pulssilben (vergl. Abb. 19 mit Abb. 21). Als einzige Art dieser Gruppe produziert P. ricini die

Pulse auch während des Fluges im Fledermauskäfig. Die Tymbalorgane dieser Arten sind alle mehr oder weniger dicht, aber vollständig, mit Haaren und/oder Schuppen bedeckt (vergl. Forbes und Franclemont 1957).

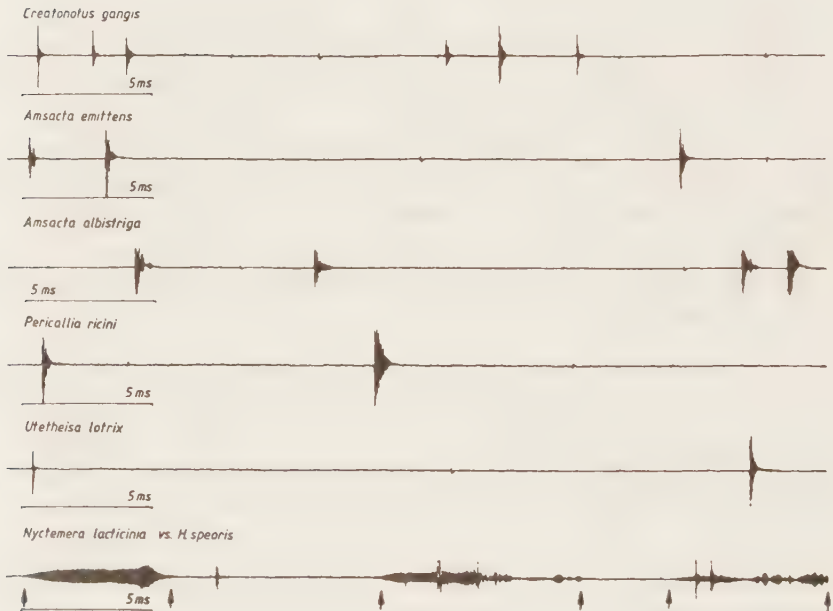


Abb. 18: Lautäußerungen von Arctiiden: typische Klicks (Pulse), dargestellt im Amplituden/Zeitverlauf. Für *Nyctemera laticincta* sind zusätzlich die Laute der als auslösender Stimulus notwendigen Fledermaus (*H. speoris*) zu sehen. Anfang und Ende der Echoortungslaute von *H. speoris* sind jeweils mit einem Pfeil gekennzeichnet.

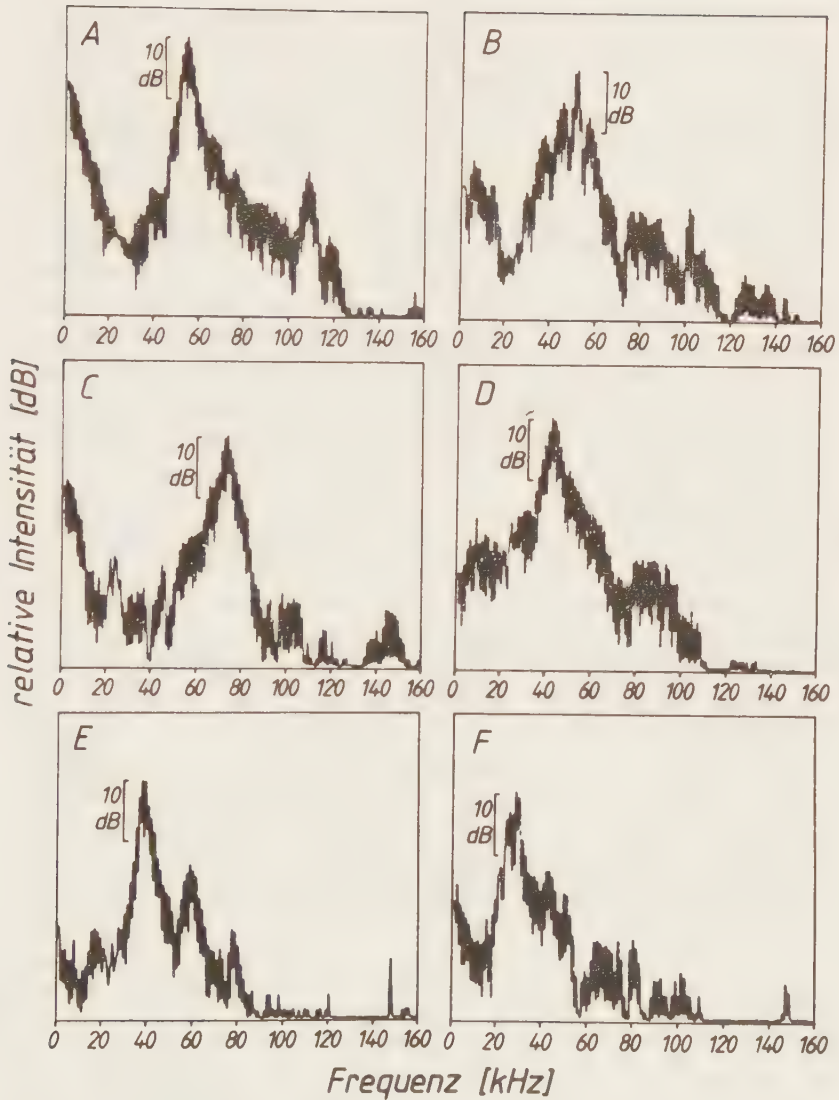


Abb. 19: Typische Leistungsspektren von Einzel-Klicks (max. zwei Klicks pro ausgewerteter Sequenz) der Arctiiden: A *Amsacta emittens*, B *A. albistriga*, C *Estigmene ceylonensis*, D *Cretonotos gangis*, E *Nyctemera lacticinia* und F *Utetheisa lotrix*.

b) Mit Ausnahme von Rhodogastria astreus verhalten sich die in diese Gruppe fallenden Arctiiden sehr einheitlich. Es handelt sich dabei um die Arten: Lithosia antica, L. reticulata, Lithosia sp., Asura sp., Padenia transversa, Siccia subcinera und Oenistis entella. Diese Arten gehören zu der Unterfamilie der Lithosiinae (Flechtenbären) und sind mit Ausnahme von O. entella kleine bis sehr kleine Falter (Vfl.: 8 - 15 mm). Keine dieser Arten wurde bei den Fütterversuchen gefressen (O. entella wurde nicht getestet). Bei den Fütterversuchen wurden die Lautäußerungen dieser Falter immer erst kurz vor dem Kontakt mit der anfliegenden Fledermaus abgegeben, aber nie während die Falter frei flogen. Die Lautäußerungen bestehen aus zwei Gruppen von Pulsen (Silben), die jeweils der Kontraktion und der Relaxation der Muskeln im Tymbalorgan entsprechen (vergl. Blest et al. 1963). Mit Ausnahme von P. transversa haben die einzelnen Pulse alle etwa gleiche Intensität (Abb. 20). Bei P. transversa fällt pro Silbe ein Puls mit deutlich höherer Intensität auf (Abb. 20), der möglicherweise mit einer zusätzlichen Längsfalte auf dem Tymbalorgan korreliert. Bei allen Arten dieser Gruppe ist das Tymbalorgan (Episternit), im Bereich der sich verformenden Chitinfalten, frei von Schuppen und/oder Haaren. Schon bei leichter bis mittlerer taktiler Stimulation ließ sich bei diesen Arten die Lauterzeugung auslösen (Tab. 12). Dabei fällt auf, daß die sehr kleinen Arten, P. transversa und S. subcinera (Vfl.: 12 bzw. 9 mm), mit Abstand die niedrigsten Stimulations-schwellen hatten. Dagegen erzeugte das einzige getestete Exemplar der relativ großen Art O. entella (Vfl.: 22 mm) Laute nur bei Anwesenheit von Fledermäusen. Soweit gemessen, hatten die Laute dieser Arten, trotz der geringen Körpergröße, eine Intensität zwischen 78 und 91 dB SPL (Tab. 12). Die höchste spektrale Intensität der Laute der einzelnen Arten lag bei 31,6 bis 94,7 kHz (Tab. 13 und Abb. 21).

Als einzige Art aus der Unterfamilie der Arctiinae erzeugt R. astreus Lautsilben, wie für die Lithosiinae beschrieben. R. astreus ist mit Abstand die größte Art in dieser Gruppe (Vfl.: 22 - >30 mm) und mit Intensitäten von 103 bis 112 dB SPL waren sie die lautesten Falter überhaupt.

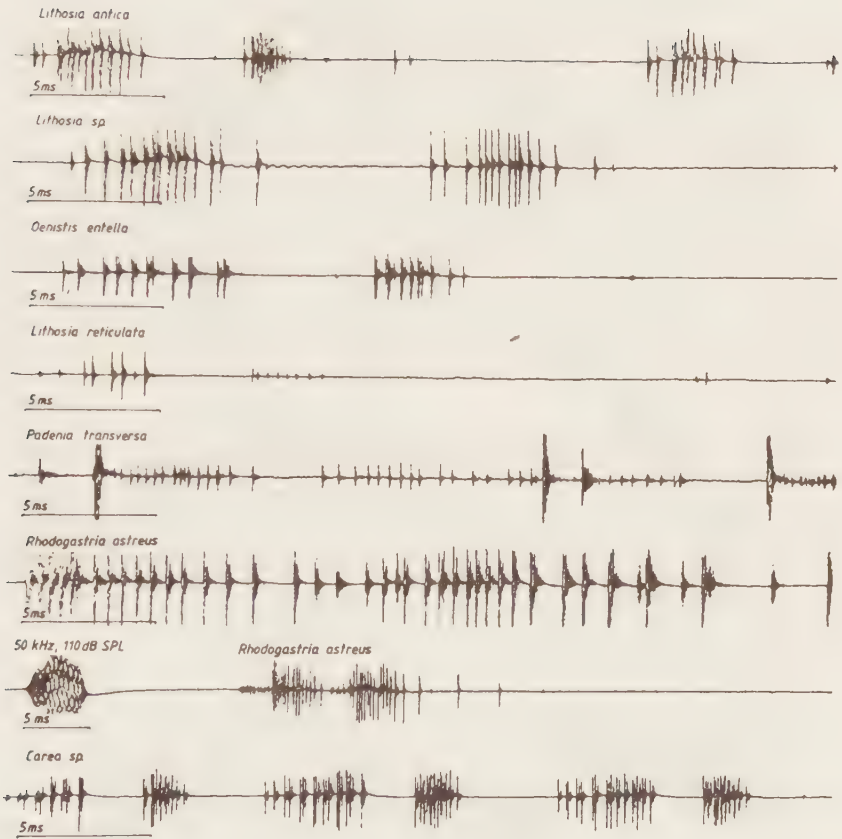


Abb. 20: Lautäußerungen von Arctiiden und einer Noctuide (*Careia* sp., letzte Zeile): typische Klick-Sequenzen (Silben), dargestellt im Amplituden/Zeitverlauf. Alle Laute wurden durch taktile Stimulation ausgelöst, mit Ausnahme der zweiten Sequenz für *Rhodogastris astreus* (vorletzte Zeile), in der Lautäußerungen eines decapitierten Tieres durch Ultraschallpulse getriggert wurden.

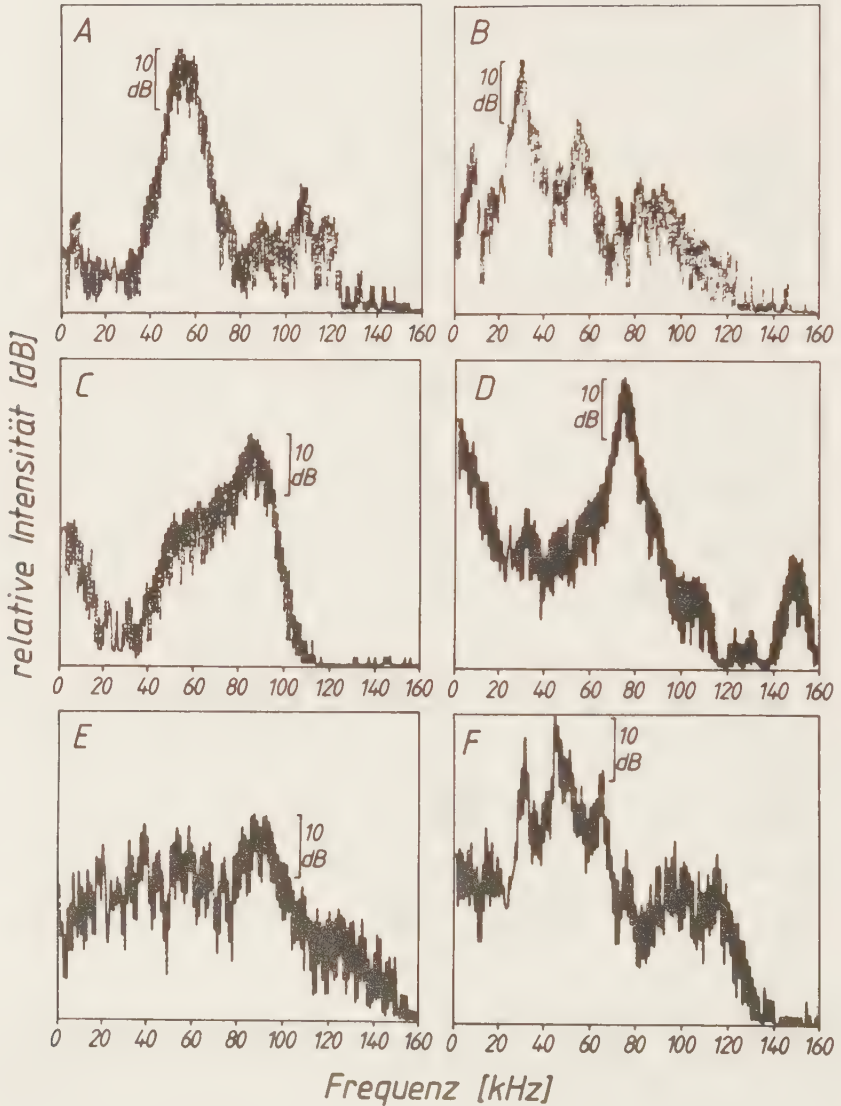


Abb. 21: Typische Leistungsspektren von Klick-Sequenzen (Silben) von Arctiiden und einer Noctuide. A Siccia subcinera, B Padenia transversa, C Lithosia reticulata, D L. antica, E Carea sp. (Noctuidae) und F Rhodogastria astreus. Von L. antica ist das Leistungsspektrum von zwei einzelnen Klicks dargestellt.

Auch bei R. astreus sind die lauterzeugenden Regionen des Tymbalorgans frei von Schuppen und/oder Haaren. Das Leistungsspektrum der Laute ist breitbandig und mehrgipflig mit der höchsten Intensität bei etwa 50 kHz (Tab. 13 und Abb. 21). R. astreus erzeugt die Laute schon bei leichter taktiler Stimulation, manchmal genügte schon leichtes Anblasen, und auch während des Fluges im Fledermauskäfig waren die Laute oft hörbar, noch bevor die Fledermaus anflieg. Bei einem decapitierten Exemplar konnte vor der Messung des Audiogramms die Lauterzeugung durch Einspielen eines 50 kHz Tonpulses induziert werden. Dabei erzeugte der Falter pro Tonpuls (2/s) zwei Lautsilben mit einer relativ konstanten Latenz von 16 ms zum Reizbeginn (Abb. 20).

Noctuidae

Von den >105 untersuchten Noctuiden-Arten sind nur die Männchen von Carea sp. zu Lautäußerungen befähigt. Diese erzeugen bei leichtem taktilen Stimulus Lautsilben, gleich denen der Lithosiinae, mit einer Intensität von 91 bis 95 dB SPL (Tab. 12 und Abb. 20). Das Leistungsspektrum dieser Laute ist sehr breitbandig (Abb. 21E), mit der höchsten Intensität bei 81 kHz (Tab. 13).

Die Lauterzeugung erfolgt vermutlich mittels einer paarig angelegten membranösen Vertiefung, mit leicht sklerotisierten Falten (ähnlich den von Kay (1969) für Heliothis zea beschriebenen), die ventral zwischen Thorax und erstem Abdominalsegment liegen. Diese Vertiefungen sind zwar bei den Weibchen dieser Art auch vorhanden, es fehlen aber die deutlichen Falten.

3.5.3 Laute von Stridulationsorganen

Mit dem Flügelschlag gekoppelte Stridulationstöne wurden bei den Hypsiden und den Lymantriiden gefunden:

I



1 mm

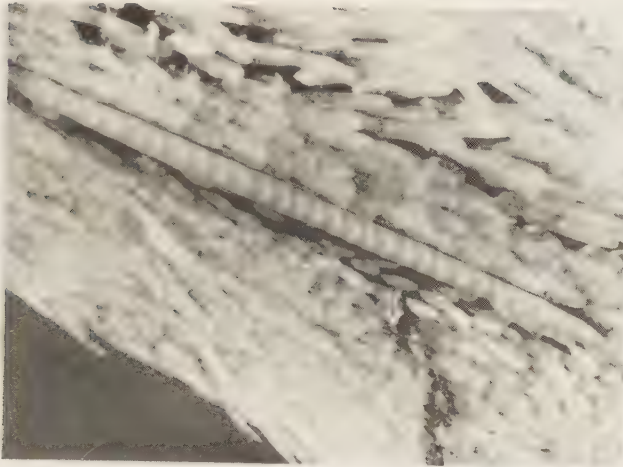
II



1 mm

Abb. 22A: Stridulationsorgan von *Aganais ficus*: I. Die aus einer beschuppten Falte der Flügelmembran bestehende Schrillkante (Plektrum), mit sich caudal anschließender, dorsal gewölbter, schuppenloser Schallblase, am Hinterrand der Vorderflügelunterseite; II. die aus großen flächig angeordneten Schuppen bestehende Schrilleiste (Pars stridens), am Vorderrand der Hinterflügeloberseite.

I.



0,5mm

II.



0,5mm

Abb. 22B: Stridulationsorgan von *Digama hearseyana*: I. Die aus röhrenförmig aufeinanderliegenden Schuppen bestehende Schrillkante (Plektrum), am Hinterrand der Vorderflügelunterseite; II. die aus neun großen Schuppen bestehende Schrilleiste (Pars stridens), am Vorderrand der Hinterflügeloberseite.

Hypsidae

Mit Ausnahme von E. narcissus (siehe unten) besitzen alle untersuchten Hypsiden ein deutlich sichtbares Stridulationsorgan auf den Flügeln (Abb. 22A und B). Die aus einem Polster (Aganais, Asota und Neochera) bzw. einer Reihe (Digama) von großen Schuppen bestehende Schrilleiste (Pars stridens) liegt dorsal am Vorderrand des Hinterflügels. Die Schrillkante (Plektrum), ebenfalls aus Schuppen bestehend, liegt ventral am Hinterrand des Vorderflügels. Ihr caudal angeschlossen befindet sich bei Aganais ficus (Abb. 22A) und Asota spp. eine nahezu schuppenlose Wölbung der Flügelmembran, die man als Schallblase bezeichnen kann.



Abb. 23: Lautäußerungen der Hypsidae im Amplituden/Zeitverlauf.

Mit jedem Ab- und Aufschlag der Flügel erzeugen die Hypsiden Lautsilben, die zwischen 4 und 10 ms lang sind und deutlich sichtbar aus einzelnen Pulsen zusammengesetzt sind (Abb. 23). Die während des Fluges erzeugten Stridulations-töne sind bei den Gattungen Aganais und Asota schon mit

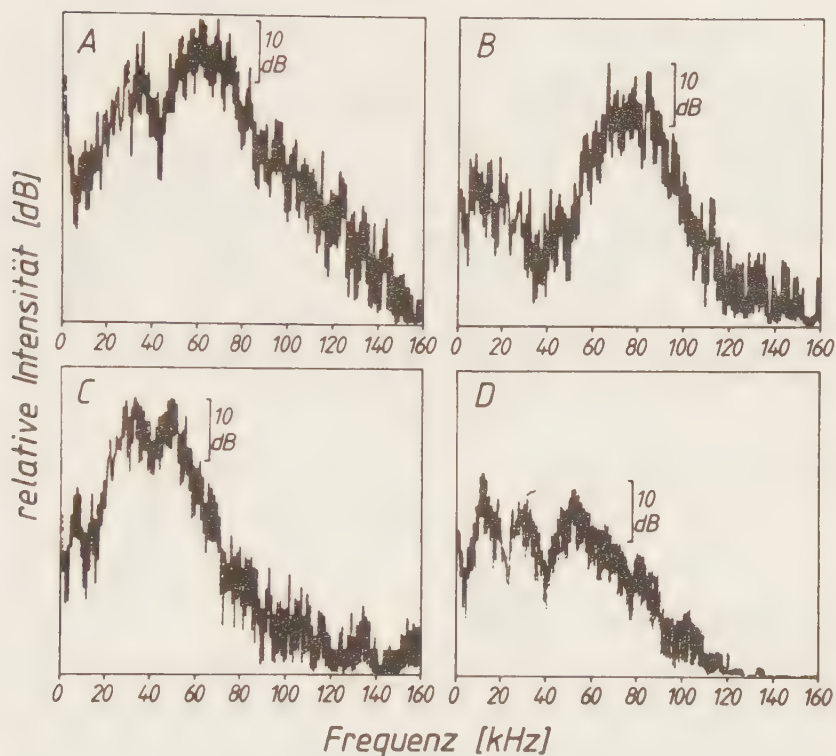


Abb. 24: Typische Leistungsspektren der Striduationstöne der Hypsidae. A Aganais ficus, B Neochera dominia, C Digama hearseyana und D Eligma narcissus.

bloßem Ohr zu hören. Messungen ergaben Lautstärken zwischen 90 und 96 dB SPL (Tab. 13). Für die leiseren Digama-Arten und Neochera liegen keine Messungen vor. Das Leistungsspektrum für diese Laute ist breit (Abb. 24A - C) und die höchste Intensität liegt bei den einzelnen Arten bei 34,3 bis 64,6 kHz (Tab. 13). Dabei fällt auf, daß die sich optisch gleichenden Arten, Aganais ficus, Asota caricae und A. producta, sich auch akustisch kaum unterscheiden; bei ihnen liegt die höchste Intensität bei 51,5, 52,8 bzw. 54,6 kHz.

Lymantriidae

Lautäußerungen wurden nur bei den Weibchen der Gattungen Euproctis und Porthesia gefunden; falls solche auch bei den Männchen auftraten, so waren die Meßinstrumente zu unempfindlich, sie zu registrieren. Gekoppelt mit dem Flügelschlag erzeugen die Weibchen je Ab- bzw. Aufschlag drei bis sieben kurze Schallpulse ($\leq 0,5$ ms), mit einer Schallintensität zwischen 73 und 94 dB SPL (Abb. 25 und Tab. 12). Die höchste Intensität liegt für die fünf Arten bei 47,1 bis 57,3 kHz (Tab. 13 und Abb. 26). Der Mechanismus der Lauterzeugung konnte bislang nicht geklärt werden.

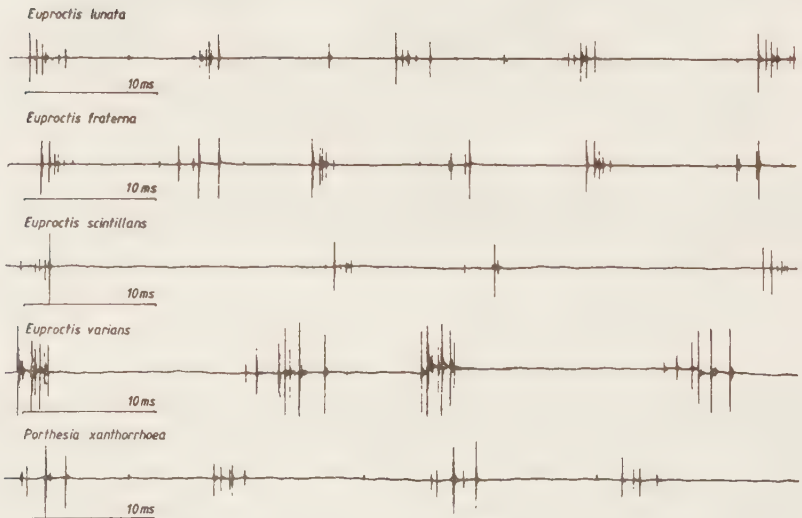


Abb. 25: Lautäußerungen der Lymantriidae im Amplituden/-Zeitverlauf.

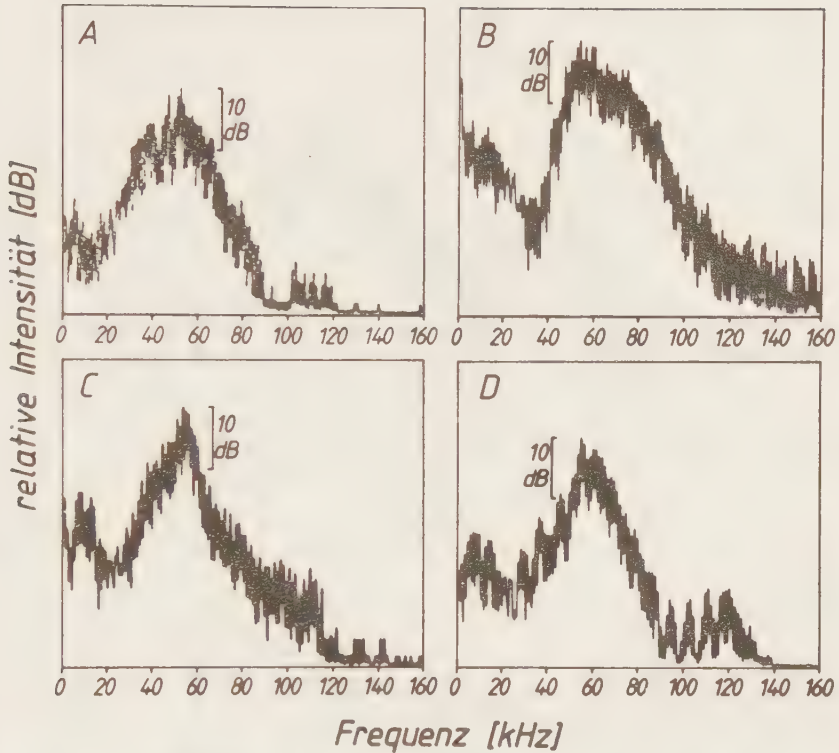


Abb. 26: Typische Leistungsspektren der von der Gattungen Euproctis und Porthesia mittels dem Flügelschlag erzeugten Laute. A Euproctis varians, B E. lunata, C Porthesia xanthorrhoea und D E. fraterna.

3.5.4 Andere Arten der Lauterzeugung

Die im Falle einer Störung vom Totenkopfschwärmer (Acherontia styx) erzeugten, gut hörbaren Laute sollen hier der Vollständigkeit halber aufgeführt werden (Abb. 27). Der Mechanismus der Lauterzeugung wurde von Busnel und Dumortier (1959) für A. atropos beschrieben. Er beruht auf Vibrationen des Epipharynx, die durch das Einsaugen und Ausstoßen von Luft durch den Rüssel erzeugt werden. Die Laute lassen sich in zwei Gruppen unterscheiden, in die, die beim Einsaugen der Luft erzeugt wird und die, die beim Ausstoßen entsteht (Abb. 27). Das Leistungsspektrum dieser beiden Lauttypen

unterscheidet sich deutlich im Anteil an Frequenzen über 25 kHz, jedoch liegt die höchste Intensität für beide unter 10 kHz (Tab. 13).

Unklar ist der Mechanismus der Lauterzeugung bei der Hypside *E. narcissus*, die, wenn man sie zwischen den Fingern hält, deutlich hörbare Lautpulse erzeugt, deren Ursprung im Kopf-Thorax-Bereich liegt. Die Pulse sind 0,4 ms lang und treten in einem Abstand von etwa 2 ms auf (Abb. 23). Das Leistungsspektrum der Laute ist breitbandig (Abb. 24D) und ihre höchste Intensität liegt bei 41,7 kHz (Tab. 13).

Tabelle 13: Frequenzbereich der Lautäußerungen der Nachtfalter-Arten

Familie Art	Anzahl Tiere	Anzahl Lautse- quenzen	Bestfrequenz		Frequenzband 10dB unter Bestfrequenz	
	n	n	kHz	SD	kHz	SD
Arctiidae						
Rhodogastria astreus	3	15	51,3	12,5	31,9	13,7
Pericallia ricini	6	26	38,1	12,7	28,2	22,2
Creatonotos gangis	1	4	48,2	6,8	18,0	5,6
Estigmene ceylonensis	1	4	68,7	3,5	12,7	1,6
Amsacta emittens	4	16	57,6	5,7	12,5	3,8
Amsacta albistriga	7	34	55,4	4,9	20,5	15,1
Nyctemera lacticinia	3	16	34,6	5,0	11,1	3,6
Nyctemera plagifera	2	10	37,8	1,2	12,4	4,8
Utetheisa lotrix	3	12	28,2	2,1	29,5	20,5
Lithosia antica	2	8	85,1	12,7	35,0	19,5
Lithosia reticulata	2	8	77,5	15,2	44,6	22,2
Lithosia sp.	3	9	84,4	13,0	34,3	17,0
Asura sp.	1	4	63,0	4,6	36,0	6,0
Siccia subcinera	4	19	58,5	8,6	15,0	4,4
Padenia transversa	2	8	31,6	1,1	17,2	11,1
Oeonistis entella	1	4	94,7	13,2	18,0	6,7
Hypsiidae						
Aganais ficus	5	20	51,5	9,9	35,1	12,4
Asota caricae	2	9	52,8	4,8	30,6	3,7
Asota producta	2	10	54,6	12,4	34,5	14,7
Neochera dominia	3	18	64,6	7,4	31,2	15,4
Digama hearseyana	1	7	34,3	4,7	25,3	8,9
Eligma narcissus	3	13	41,7	24,2	55,6	14,5
Lymantriidae						
Euproctis lunata	2	8	54,4	5,1	29,5	12,2
Euproctis scintillans	1	4	54,5	0,5	37,5	14,2
Euproctis fraterna	3	16	47,1	7,7	24,7	8,8
Euproctis varians	4	14	54,7	12,0	36,4	11,0
Porthesia xanthorrhoea	3	15	57,3	11,3	33,7	10,0
Noctuidae						
Carea sp.	4	26	80,8	17,8	52,0	21,1
Sphingidae						
Acherontia styx	1	8	7,2	0,4	13,1	13,0

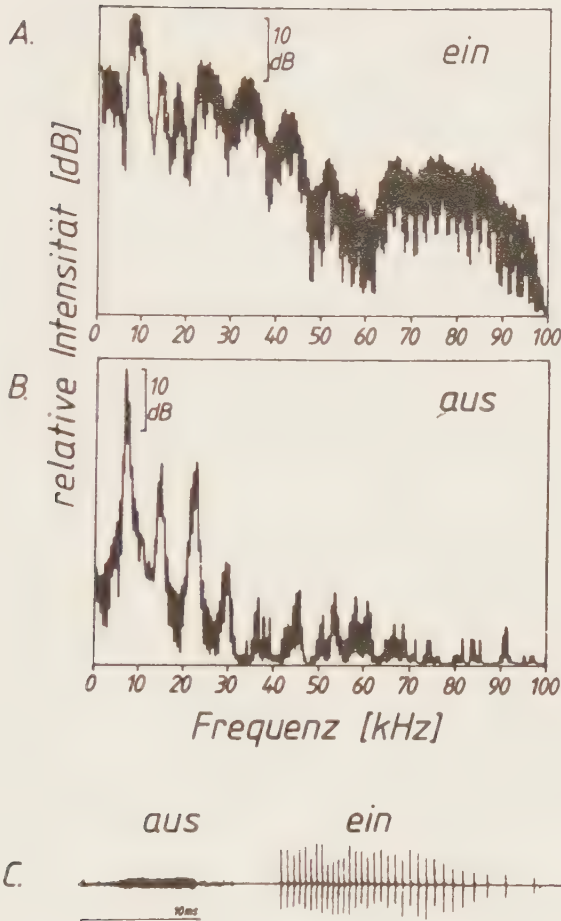


Abb. 27: Leistungsspektrum und Amplituden/Zeitverlauf der Laute des Totenkopfschwärmers (*Acherontia styx*). A Leistungsspektrum der Laute beim Einsaugen der Luft mit dem Pharynx, B beim Ausstoßen der Luft. C Amplituden/Zeitverlauf der Laute von *Acherontia styx*.

4. Diskussion

4.1 Einführung in die Diskussion

In der hier vorliegenden Studie werden verschiedene Anpassungen von Nachtfaltern an den Jagddruck durch sympatrische insektivore Fledermäuse aufgezeigt. Die Anteile hörfähiger und ungenießbarer Nachtfalter an der Gesamtpopulation werden an den Insektenfangen abgeschätzt, sowie deren saisonalen Änderungen beschrieben. Die Ausbildung des Gehörs ist die häufigste Anpassung der Nachtfalter an den Jagddruck durch Fledermäuse, daneben sind ungenießbare Arten vergleichsweise selten anzutreffen. Die Nahrungsanalysen der Fledermäuse zeigen, daß Nachtfalter, abhängig von der Jahreszeit, eine wichtige Nahrungsquelle sind, trotz Hörvermögen und ungenießbarer Arten.

Der Vergleich der hier vorgestellten Ergebnisse mit der Literatur über den chemischen Schutz von Lepidopteren erlaubt Schlüsse auf Grundprinzipien in der chemischen Verteidigung von Nachtfaltern. Die Daten zum Hörvermögen, der Lauterzeugung und der Ungenießbarkeit zeigen, daß diese Eigenschaften oft miteinander verknüpft auftreten. Aufgrund der hier gewonnen Erkenntnisse über das Auftreten ungenießbarer und akustisch aktiver Nachtfalter wird vorgeschlagen, daß chemischer Schutz, durch Geschmack oder Geruch (wobei der Geruch ein aposematisches Signal sein kann), und Lautäußerungen, als aposematische Signale, ein Verbundsystem gegen Fledermäuse darstellen, in das Vertreter vieler Nachtfalter-Familien eingebunden sind, wobei Schutzfaktoren und aposematische Signale in allen möglichen Kombinationen auftreten können (auch innerhalb einer Art!). Dieses Verbundsystem bringt den Vorteil, daß schon nach wenigen negativen Erfahrungen der Fledermaus alle dem System angehörenden Individuen Schutz genießen.

Nachfolgend sollen aus Gründen der Übersichtlichkeit zuerst die einzelnen Ergebnisse getrennt diskutiert werden, wobei kleinere Überschneidungen nicht zu vermeiden sind. In

einer umfassenden Diskussion soll dann eine Synthese der verschiedenen Ergebnisse versucht werden. Doch wird in einem ersten Diskussionsabschnitt auf die unerwartet interessanten Ergebnisse der Nahrungsanalysen eingegangen, auch wenn diese etwas vom eigentlichen Thema abschweifen sollte.

4.2 Die Nahrung der Fledermäuse

Hinsichtlich der Fledermaus-Fauna kann Madurai als eine der am besten untersuchten Gegenden eingestuft werden. Für die neun dort häufigen Mikrochiroptera-Arten liegen Daten vor über die Aktivitätsrhythmik (Subbaraj und Chandrashekar 1977; Usman et al. 1979), das Jagd- und Beutefangverhalten (Habersetzer et al. 1984; Link et al. 1986; Marimuthu und Neuweiler 1987; Neuweiler 1984), die Flügelmorphologie (Habersetzer 1986), die Echoortung (Habersetzer 1981, 1983; Neuweiler 1984), die Ontogenie der Echoortung (Habersetzer und Marimuthu 1986), sowie über das Hörsystem allgemein (Neuweiler 1984; Neuweiler et al. 1984; Rübsamen et al. in Vorbereitung; Schuller 1980). Alle diese Ergebnisse zusammengekommen, malen das klare Bild einer strukturierten Fledermaus-Gesellschaft, in der die einzelnen Arten unterschiedliche ökologische Nischen besetzen, an die sie in verschiedenster Weise adaptiert sind. Dieses Bild läßt erwarten, daß sich diese Einnischung auch in unterschiedlichen Nahrungsgewohnheiten widerspiegelt und es verwundert nicht, daß die Zusammensetzung ihrer Nahrung unterschiedlich ist (Abb. 8, Tab. 4). Überraschend ist dagegen wie die fünf häufigsten Fledermaus-Arten, abhängig von der Jahreszeit, in bedingte Nahrungskonkurrenz treten wenn das Insektenangebot gering ist, bzw. diese vermeiden wenn das Nahrungsangebot steigt (Abb. 9). Bislang lagen Daten zur Nahrung dieser Fledermaus-Arten nur für Rajasthan, Nordindien, vor (Advani 1980, 1981a, b, c, d, 1982, 1983b), die andeuten, daß sich die Nahrungsgewohnheiten dieser Arten unterscheiden und jahreszeitlichen Änderungen unterliegen.

Leider stammen die von Advani gesammelten Proben nicht von Tieren aus einer Gegend und auch nicht aus gleichen Nächten und Jahren, was einen direkten zwischenartlichen Vergleich unmöglich macht.

Aus diesem Grund wurden die Kotproben für diese Analyse von Fledermauspopulationen aus einem Felsmassiv, in zwei aufeinander folgenden Nächten, gesammelt, um die bestmögliche Vergleichsgrundlage zu schaffen. Da die Jagdorte der gefangenen Fledermäuse nicht bekannt sind, werden die parallel durchgeführten Insektenfänge nur als Anhaltspunkt für saisonale Änderungen im Insektenangebot herangezogen. Das Argument, daß die Fangorte für die Fledermäuse und die Insekten zu weit auseinander lagen (ca. 7 km) wird dadurch weitgehend entkräftet. Zudem wurde ein möglichst naturbelassener Biotop zur Darstellung des Insektenangebots gewählt, der in näherer Umgebung der Fledermaus-Höhlen nicht zu finden war. Auch ist davon auszugehen, daß besonders die höher fliegenden Fledermaus-Arten (Taphozous melanopogon, Taphozous kachhensis und Rhinopoma hardwickei) während ihrer nächtlichen Jagdflüge große Distanzen zurücklegen und dadurch nicht an einen bestimmten Jagdbiotop gebunden sind.

In verschiedenen Arbeiten wird gezeigt, daß die Nahrungsgewohnheiten tropischer Fledermäuse sich mit den Jahreszeiten (z.B. Trocken- und Regenzeit) ändern (Black 1979; LaVal und LaVal 1980a; Whitaker und Black 1976). Besonders eindrucksvoll konnte dieser jahreszeitliche Wechsel an den Beuteresten unter dem Hängeplatz von Nycteris thebaica gezeigt werden (LaVal und LaVal 1980b), wo der Anteil der Orthopteren von etwa 25% am Ende der Trockenzeit auf über 90% zur Mitte der Regenzeit anstieg. Ob aber ein Wechsel in den Nahrungsgewohnheiten nur auf ein verändertes Nahrungsangebot zurückzuführen ist, oder ob er mit geänderten Jagdstrategien einhergeht ist ein offener Diskussionspunkt (Fenton 1982). Zwar gibt es Untersuchungen, in denen Nahrungsanalysen mehrerer Fledermaus-Arten

aufgelistet und/oder miteinander verglichen werden (Fenton et al. 1977; Fenton und Thomas 1980; Vestjens und Hall 1977; Whitaker und Findley 1980), aber nur einzelne Arbeiten präsentieren Daten, die wirklich einen direkten Vergleich der Arten erlauben (Griffith und Gates 1985; Warner 1985). Für eine tropische Fledermaus-Gesellschaft fehlen solche Untersuchungen bislang aber vollständig.

Aus diesem Grund sollen hier die zwischenartlich unterschiedlichen Nahrungsgewohnheiten der fünf untersuchten Fledermaus-Arten auch unter saisonalen Gesichtspunkten diskutiert werden. Advani (1980, 1981a, c, 1982, 1983b) zeigt für die in Rajasthan untersuchten Arten Unterschiede in der Nahrung, abhängig von den vier von ihm gewählten Jahreszeiten, wobei z.B. besonders die Termiten (Isoptera) während des Monsuns von allen Arten gefressen werden. Es fällt auf, daß die Lepidoptera und Orthoptera ($\cong$ Saltatoria) in der Nahrung aller Arten eine eher geringe Rolle spielen und ihr Anteil nicht die deutlichen saisonalen Schwankungen aufweist wie in Madurai. Letzteres kann seine Ursache auch in der Zusammenfassung von Daten von verschiedenen Orten und Jahren zu nur vier Zeitspannen haben. Dadurch werden auch zwischenartliche Unterschiede in den Nahrungsgewohnheiten verwischt, wie sie für die fünf in Madurai untersuchten Arten gefunden wurden. Die fünf Arten lassen sich in zwei Gruppen trennen: I. Arten, die kaum saisonale Schwankungen in ihren Nahrungspräferenzen zeigen (Taphozous kachhensis und Rhinopoma hardwickei) und II. Arten, deren Nahrungsspektrum sich im Verlauf des Jahres stark ändert (Taphozous melanopogon, Hipposideros speoris und Hipposideros bicolor). (Die einzelnen Kotproben von Tadarida aegyptiaca und Pipistrellus mimus erlauben keine eindeutige Zuordnung zu einer der zwei Gruppen.)

Taphozous kachhensis und Rhinopoma hardwickei ernähren sich, im Gegensatz zu den drei anderen Arten, opportunistisch, anteilig an den gerade häufigen Insekten, wobei sich

aber die bevorzugte Beutegröße der beiden Arten deutlich unterscheidet. Während die Mehrzahl der Beuteinsekten von Rhinopoma hardwickei kleiner als 10 mm (Körperlänge) ist, liegt sie für Taphozous kachhensis darüber. Dies könnte auch eine Erklärung dafür sein, daß für Rhinopoma hardwickei Lepidopteren nur eine geringe und Grillen fast keine Rolle als Nahrung spielen, da diese beiden Ordnungen im Untersuchungsbereich im Mittel die größten Individuen stellen (Eckrich 1984). Die Unterschiede in der Beutegröße zwischen Taphozous kachhensis (Körpergewicht ca. 50g) und Rhinopoma hardwickei (ca. 15g) können neben der deutlich verschiedenen Körpergröße und Manövrierfähigkeit, aber auch durch die bevorzugte Flughöhe bedingt sein. Taphozous kachhensis fliegt deutlich höher als Rhinopoma hardwickei (Habersetzer 1983; Neuweiler 1984), und mit zunehmender Höhe sinkt die Insektendichte (Johnson 1957; Taylor 1960), dafür treten aber relativ mehr große Insekten bzw. gute Flieger auf, wie die Ergebnisse von Taylor und Brown (1972) bei Lepidopteren andeuten. Die niedrige Echoortungsfrequenz von Taphozous kachhensis läßt vermuten, daß sie als schneller Flieger Beute auf große Distanz detektiert, wozu sie langgezogene (ca. 10ms) schmalbandige FM-Laute verwendet (Neuweiler 1983). Gleiches gilt auch für die etwas kleinere Schwester-Art Taphozous melanopogon, die etwas kürzere Laute (ca. 5ms) aussendet und auch nicht so hoch fliegt. Niedrige, weittragende Echoortungsfrequenzen und schneller Flug ermöglichen die Detektion von Beuteinsekten erst ab einer bestimmten Größe, dafür aber auf größere Distanz (Barclay 1985, 1986; Neuweiler 1983). Im Vergleich hat Rhinopoma hardwickei eine höhere Echoortungsfrequenz (vergl. Abb. 14; Neuweiler 1983) und fliegt niedriger und langsamer als die Taphozous-Arten (Habersetzer 1983). Rhinopoma hardwickei ist dadurch eher für den Beutefang auf kürzere Distanzen optimiert und in der Lage auch kleine Insekten zu detektieren und zu verfolgen. Warum große Insekten nicht oder kaum von Rhinopoma hardwickei gefressen werden, aber oft von den anderen Arten, die zum Teil sogar kleiner sind (z.B.

Hipposideros bicolor), ist damit aber nicht erklärbar. Eine mögliche Erklärung dafür könnte in der Kiefermorphologie zu finden sein, denn Freeman (1981) zeigt, daß die Kiefer der Fledermäuse unterschiedlich an das Knacken hartschaliger Beutetiere angepaßt sind. Besonders die große Taphozous kachhensis besitzt kräftige Kiefer, die es ihr erlauben auch große, hartschalige Insekten, wie Hydrophiliden (Coleoptera) oder Heuschrecken, im Flug zu verspeisen. Leider liegen bisher keine vergleichende Untersuchungen zur Kiefermorphologie der indischen Fledermaus-Arten vor.

Fullard und Fenton (1980) vermuten in den hochfrequenten Echoortungslauten (>80 kHz) mancher Fledermaus-Arten eine "Gegen-Gegenmaßnahme", um das Fluchtverhalten der Nachtfalter ("Gegenmaßnahme") möglichst spät auszulösen, da Nachtfalter bei hohen Frequenzen schlechter hören als bei niedrigen. Fledermäuse, die hochfrequente Echoortungssignale benutzen werden von hörfähigen Nachtfaltern erst auf kürzerer Distanz gehört, als andere Fledermaus-Arten (Fullard und Thomas 1981). Nach dieser Vermutung müßten die beiden Hipposideros-Arten sehr viele Nachtfalter fressen, denn ihre CF-Echoortungslaute liegen weit über 100 kHz, in einem Bereich wo die Hörschwellen der sympatrischen Nachtfalter-Arten schon stark ansteigen (Abb. 14 bis 17). Zwar fressen die Hipposideriden tatsächlich viele Nachtfalter, werden darin aber doch deutlich von Taphozous melanopogon übertroffen (Abb. 8 und 9), deren Echoortungslaute etwa im Bereich des besten Hörens der Nachtfalter liegen (Abb. 14). Dieses Ergebnis steht im krassen Gegensatz zu der Vermutung von Fullard und Fenton (1980), besonders wenn man berücksichtigt, daß zu der Jahreszeit, in der Taphozous melanopogon hauptsächlich Nachtfalter frißt, der Anteil hörfähiger Arten unter diesen sehr hoch ist (>80%, vergl. Abb. 5 und 9).

Advani (1982, 1983b) fand geringe Anteile nicht zu aktivem Flug befähigter Beutetiere - Spinnen und Raupen - in

den Mägen von Rhinopoma hardwickei und Tadarida aegyptiaca und schließt daraus, daß diese Arten auch Beute vom Boden oder anderen Oberflächen aufnehmen. Dieser Schluß ist aber nicht notwendigerweise gültig, denn kleinere Raupen und Spinnen sind sehr wohl befähigt, an einem Seidenfaden hängend, passiv zu fliegen (in den gemäßigten Zonen als Altweibersommer bekannt). Da ihre Anteile kleiner als 5% waren ist eher davon auszugehen, daß Rhinopoma hardwickei und Tadarida aegyptiaca in Rajasthan passiv fliegende Spinnen und Raupen erbeutet haben. In den hier untersuchten Kotproben von Rhinopoma hardwickei (n = 113) fanden sich keine Raupen und nur bei einem Tier Reste von Spinnenbeinen. Im Gegensatz dazu fanden sich Raupen und Spinnen in moderaten bis hohen Anteilen in den Kotproben von Hipposideros bicolor (Abb. 9), was eher an eine Aufnahme vom Substrat denken läßt, da diese Fledermaus auch um und im Blattwerk jagt (Habersetzer et al. 1984). In den Kotproben von Hipposideros speoris fanden sich keine Raupen, aber Spinnen mit Anteilen bis zu 11% bei einzelnen Tieren. Die im Vergleich zu Hipposideros bicolor kleinen Anteile an der Gesamtnahrung deuten darauf hin, daß Hipposideros speoris, wie auch Rhinopoma hardwickei, nicht aktiv fliegende Beute nur en passant fängt, nicht aber gezielt, wie es hier für Hipposideros bicolor vermutet wird, wo bei einzelnen Tieren der Anteil der Raupen 100% oder der der Spinnen bis zu 54% betrug.

Im Zusammenhang mit nicht flugfähiger Beute bleibt zu erwähnen, daß in den Kotproben von Taphozous kachhensis am 30.6. und am 15.7.85 eine große Anzahl kleiner flügelloser Termiten gefunden wurde, die darauf hinweisen, daß diese Fledermaus bei geringem Insektenangebot, zum Ende der Trockenzeit, auf den Boden kommt um dort Insekten zu fangen. Habersetzer (1983) konnte dies zwar nicht beobachten, doch berichtet er, daß Taphozous kachhensis zur Trockenzeit deutlich niedriger jagt und an Orten, wo sie sonst nicht beobachtet wurde; es findet also ein saisonaler Wechsel der

Jagdareale statt.

Es stellt sich abschließend folgende Frage: verfolgen die untersuchten Fledermaus-Arten bestimmte Jagdstrategien und wenn ja, behalten sie diese das ganze Jahr über bei?

Die hier vorgestellten Daten legen zwei Ordnungskriterien nahe: I. Fledermäuse bevorzugen Beute einer bestimmten Größe, und II. sie jagen opportunistisch in spezifischen Jagdarealen. Die Daten bestätigen nicht die Vermutung von Black (1974), daß es Arten gibt, die Käfer und andere die Nachtfalter bevorzugen ("moths and beetle strategists"). Dagegen findet die Hypothese von Barclay (1985, 1986), die besagt, daß die Beutedetektionsdistanz und damit auch die Beutegröße zur Beschreibung der Jagdstrategie einer Fledermaus herangezogen werden kann ("long and short range foraging strategies"), Unterstützung in den Ergebnissen für Rhinopoma hardwickei und Taphozous kachhensis. Diese beiden Arten bevorzugen eine bestimmte Beutegröße, weisen ein breites Nahrungsspektrum auf und zeigen keine deutlichen saisonalen Änderungen in ihrem Beutespektrum, sind aber den jahreszeitlichen Schwankungen des Insektenangebotes voll ausgesetzt. Besonders bei Rhinopoma hardwickei fiel auf, daß die Tiere während der Trockenzeit deutlich magerer waren, als zu Zeiten mit reichem Nahrungsangebot (Eckrich, eigene Beobachtungen). Es ist nicht auszuschließen, daß die unterschiedliche Körpergröße dieser beiden Arten Einfluß auf die bevorzugte Beutegröße hat. Sie allein ist aber keine ausreichende Erklärung für die gefundenen Unterschiede, denn wie durch Hipposideros bicolor und H. speoris gezeigt, fressen kleine Fledermaus-Arten nicht unbedingt auch kleine Insekten.

Im Gegensatz dazu sollten Fledermäuse, die opportunistisch jagen, einen jahreszeitlichen Wechsel in ihrem Nahrungsspektrum zeigen, der das Nahrungsangebot widerspiegelt. Taphozous melanopogon, Hipposideros speoris und

Hipposideros bicolor scheinen eine opportunistische Jagdstrategie zu verfolgen. Während der insektenarmen Trockenzeit ist die Konkurrenz zwischen diesen drei Arten groß, da sie alle überwiegend Grillen jagen, die zu dieser Zeit das geringe Insektenangebot dominieren. Mit ansteigendem Insektenangebot vermindern diese Arten jedoch die Konkurrenz durch unterschiedliche Jagdareale und Jagdverhalten. Taphozous melanopogon verfolgt Beute im freien Luftraum (Habersetzer 1983), was Fenton et al. (1980) auch für Taphozous mauritanus beobachtet haben. Hipposideros speoris jagt in stereotypen Flugbahnen um die Vegetation (Habersetzer et al. 1984) und nutzt dabei Ansammlungen kleinerer Insekten, wie die Nahrungsanalysen zeigen. Hipposideros bicolor schließlich jagt auch in der Vegetation und nimmt regelmäßig Beute vom Boden auf (Habersetzer et al. 1984; Eckrich, eigene Beobachtungen). Dadurch ist sie in der Lage nicht flugfähige Beute, wie Raupen und Spinnen, ebenso effektiv zu nutzen wie flugfähige. Die Frage ist nun, ob man bei diesen drei Arten von einem saisonalen Wechsel der Jagdstrategie sprechen kann. Zumindest bei Hipposideros speoris und Hipposideros bicolor tritt ein deutlicher Wechsel in der Beutegröße von der Trocken- zur Regenzeit auf, was auf eine Änderung der Jagdstrategie hinweist. Besondere Aufmerksamkeit ist dabei der Tatsache zu schenken, daß Grillen, die, wie auch die Nachtfalter, Ultraschall hören und darauf mit negativer Phonotaxis reagieren (Nolen und Hoy 1986), eine dominierende Rolle als Beute während der Trockenzeit spielen.

Obwohl für die vorgestellten Fledermaus-Arten deutliche Unterschiede in der Nahrung, in den Jagdarealen und im Jagdverhalten bekannt sind, nutzen alle gleichermaßen kurzzeitig in Massen auftretende Beute, wie sie die Termiten in den Tropen darstellen. Dies wurde auch von Habersetzer (1983) und von Gould (1978) beobachtet und deutet darauf hin, daß die den Fledermaus-Arten zugesprochenen Jagdstrategien nicht so starr sind, als daß sie nicht für nahrhafte Beute kurzzeitig aufgegeben werden können.

4.3 Fütterversuche

Zwar weiß man inzwischen viel über die Nahrungsgewohnheiten insektivorer Fledermäuse, doch nur wenig ist darüber bekannt was sie nicht fressen. Dies wurde hier am Beispiel von Hipposideros bicolor für die Nachtfalter untersucht. Vergleichbare Versuche führten Goldman und Henson (1977) durch, die fliegende Insekten an Pteronotus parnellii verfütterten, wobei alle Arctiiden und Ctenuchiden, und eine Geometride von dieser Fledermaus abgelehnt wurden. Die von Dunning (1968) mit P. parnellii durchgeführten Experimente gehen zwar auch in diese Richtung, sind aber nur bedingt vergleichbar, da der Versuchskäfig zu klein war, um der Fledermaus einen Beutefang im Flug zu ermöglichen. Link et al. (1986) erwähnen dagegen nur beiläufig, daß einige Arctiiden und Hypsiden von den Versuchsfledermäusen (Hipposideros spp.) nicht gefressen wurden. Mit einer Ausnahme (Frazer und Rothschild 1961) wurden alle systematischen Untersuchungen zur Genießbarkeit von Nachtfaltern mit Arthropoden, Fröschen, Eidechsen, Mäusen, Affen und verschiedenen Vögeln durchgeführt (Beebe und Kenedy 1957; Blest 1964; Collins und Watson 1983), nicht aber mit Fledermäusen, den Hauptfeinden nachtaktiver Insekten.

Von den mehr als 191 hier untersuchten Nachtfalter-Arten waren etwa 18% ungenießbar und 5% fakultativ genießbar (Tab. 5). Berücksichtigt man die Tatsache, daß für die Fütterversuche große und auffällige Falter eher verwertet wurden als kleine, unscheinbare Arten, so bedeutet das, daß im Untersuchungsgebiet schätzungsweise weniger als 20% der Nachtfalter-Arten von Fledermäusen nicht gefressen werden. Die Insektenaufsammlungen bestätigen dies, da der Anteil dieser Arten an der Gesamtzahl der pro Nacht gefangenen Nachtfalter nur in zwei von zwölf Nächten den 10%-Wert deutlich überschritt (Abb. 6). Damit ist der Anteil chemisch geschützter bzw. nicht freßbarer Nachtfalter an der Gesamt-

population nur etwa ein Siebtel bis ein Sechstel so groß wie der der hörfähigen Nachtfalter (vergl. Abb. 5 mit 6).

Neben den erwarteten Arctiiden und Ctenuchiden fanden sich ungenießbare Arten unter den Agaristiden, Hypsiden, Lymantriiden, Noctuiden, Pyraliden und Mikrolepidopteren. Die letzten drei stellen jeweils nur eine ungenießbare Art, für keine von ihnen waren Lautäußerungen festzustellen (Tab. 12). Über Ethmia sp. (Mikrolep.) ist nur bekannt, daß die Raupen dieser Gattung auf Boraginaceen fressen (Dierl pers. Mitt.), die auch PA enthalten können. Für Scirpophaga monostigma (Pyralidae), die durch Massenaufreten in der Trockenzeit auffällt, gibt Fletcher (1914) Zuckerrohr als Futterpflanze an. Die Raupe von Polytela gloriosae (Noctuidae) frißt auf Liliaceen (Fletcher 1914), was ein Grund für die Ungenießbarkeit sein könnte (Tab. 14).

Unter den auffällig gefärbten Hypsiden fanden sich keine genießbaren Arten! Link et al. (1986) bemerken, daß einige Hypsiden von Hipposideriden abgelehnt werden, machen aber keine quantitativen Angaben. Wie die Fütterversuche mit dem Wehrschaum von Aganais ficus und Asota spp. andeuten (Kapitel 3.3.4), enthalten diese Arten Substanzen in ihrer Körperflüssigkeit, die unangenehm schmecken und/oder riechen. Diese könnten über die Futterpflanze (Ficus spp., Tab. 14) von den Raupen aufgenommen worden sein. Auch für Eligma narcissus scheint ein Zusammenhang zwischen Ungenießbarkeit und Futterpflanze zu bestehen, denn die Raupe frißt auf Ailanthus (Tab. 14), einer Pflanze die Bitterstoffe enthält (Strasburger 1978). Für die Gattung Digama ist bekannt, daß die Imagines absterbende PA-haltige Pflanzen aufsuchen (Boppré 1986; Tab. 14). Das dort aufgenommene PA könnte die Ungenießbarkeit dieser Falter bewirken.

Für die ebenfalls auffällig gefärbten Agaristiden kann keine klare Parallele zwischen Futterpflanzen und Ungenießbarkeit gezogen werden. Jedoch weist die Beobachtung, daß

bei einigen Weibchen von Aegocera venulia nur die Ovariolen verschmählt wurden (Kapitel 3.3.1) darauf hin, daß sich in den Eiern Substanzen befinden, die schlecht schmecken und/oder riechen. Über die Art dieser Stoffe ist für die Agaristiden nichts bekannt.

Bei den Lymantriiden überraschte der hohe Anteil abgelehnter Arten; es konnten aber nur die Gattungen Euproctis und Porthesia genauer untersucht werden. Diese beiden Gattungen sind dafür aber durch ihre Lautäußerungen von besonderem Interesse. Wie die Experimente zeigen ist Euproctis lunata im Prinzip genießbar, lediglich die Afterhaare werden nie mitgefressen (vergl. Rothschild et al. 1970). Fletcher (1914) gibt für Euproctis scintillans Crotalaria als Futterpflanze an (Tab. 14), was bedeuten könnte, daß diese Art PA anreichert und damit ungenießbar ist. Es liegen bisher aber keine Nachweise von PA für die Gattung Euproctis vor. Frazer und Rothschild (1961) berichten dagegen, daß die Weibchen der europäischen Porthesia chrysorrhoea deutlich höhere Histamin-Konzentrationen (7 - 8 fach) aufweisen als die Männchen, auch wenn die Afterhaare entfernt wurden. Bei Fütterversuchen wurde diese Art von Plecotus auritus abgelehnt (Frazer und Rothschild 1961), wobei aber leider keine Angabe über das Geschlecht der abgelehnten Falter gemacht wird. Lane (1957) berichtet jedoch, daß die Männchen von Euproctis similis deutlich eher von einer Schamadrossel (Kittacincla malabarica) gefressen wurden, als die Weibchen dieser Art. Bei der Kohlmeise (Parus major) zeigt sich aber keine Aversion gegen in Histamin getauchte Mehlwürmer und es ist wahrscheinlich, daß gewöhnlich mit den Aminen auftretende Substanzen (z.B. Proteine) erst die Ablehnung auslösen (Rothschild pers. Mitt.). Die Situation bei der Gattung Euproctis/Porthesia ist bezüglich der beteiligten chemischen Substanzen also noch unklar und bedarf weiterer Untersuchungen. Es wird aber deutlich, daß die Weibchen von Euproctis lunata von der generellen Ungenießbarkeit der Weibchen der anderen Arten

dieser Gattung (vergl. Tab. 8), wodurch auch immer, profitieren. Dieser Schutz funktioniert nur solange sie fliegen, denn nicht fliegende, d.h. nicht stridulierende Euproctis lunata werden bei geringem Nahrungsangebot von den Fledermäusen gefressen. Man könnte also bei der Gattung Euproctis von akustischer Mimikry sprechen.

Viele Mitglieder der Familien Arctiidae und Ctenuchidae sind für Vertebraten ungenießbar oder gar giftig (Beebe und Kenedy 1957; Blest 1964; Aplin et al. 1968; Rothschild et al. 1979). Freilandbeobachtungen von Collins and Watson (1983) an verschiedenen Arten insektivorer Vögel ergaben jedoch einen anderen Eindruck. 22 von 30 Faltern aus verschiedenen Arctiiden-Arten wurden von Vögeln (besonders von Fliegenschnäppern) gefressen.

Bei ihren Versuchen zur Bedeutung der Warnlaute der Arctiiden stellte Dunning (1968) fest, daß eine der angebotenen Arten sehr oft gefressen wurde, während die anderen abgelehnt wurden. Freilandbeobachtungen, die bisher kaum Beachtung fanden, bestätigen, daß einige Arctiiden-Arten von Fledermäusen gefressen werden. Arnold (1983) fand unter dem Hängeplatz von Plecotus sp. Flügelreste von mehreren Arctia caja (Arctiidae) und Bauerova (1982) berichtet von vier Arten von Arctiiden (Spilosoma lutea, S. lubricipeda, Cycnia mendica, Arctia caja), deren Überreste unter dem Hängeplatz von Plecotus austriacus gesammelt wurden. Advani (1980, 1981a, b, 1982, 1983a) fand Reste des Bärenspinners Amsacta moorei in den Mägen von Megaderma lyra, Rhinopoma microphyllum, Scotophilus heathi, Taphozous kachhensis und Tadarida aegyptiaca; bei T. aegyptiaca betrug deren prozentualer Anteil abhängig von der Jahreszeit zwischen 6,6 und 9,3%. Auch bei Rhinopoma hardwickei betrug der Anteil nicht näher genannter Arctiiden zwischen 6,1 und 10,1% (Advani 1983b). Diese Ergebnisse, die zeigen, daß die Arctiiden für die Fledermäuse nicht generell ungenießbar sind, werden durch die hier vorgelegten Resultate aus den

Fütterversuchen bestätigt.

Unter den hier getesteten Arctiiden zeigt sich die Tendenz, daß größere Arten eher genießbar sind als kleinere. Die als fakultativ genießbar eingestuften Arten finden sich ausnahmslos in den Unterfamilien Arctiinae und Spilosominae, die sich durch kraftigen Körperbau auszeichnen (Abb. 11). Dies deckt sich mit den oben aufgeführten Freilanddaten (Advani 1980, 1981a, b, 1982, 1983a; Arnold 1983; Bauerova 1982), wo alle genannten Arten ebenfalls diesen beiden Unterfamilien angehören. Für Amsacta albistriga, Cretonotos gangis und Pericallia ricini, von der 35% aller Individuen gefressen wurden, ist keine Spezialisierung auf eine besondere Futterpflanze bekannt, ihre Raupen sind polyphag (Tab. 14). Unter den von Fletcher (1914) für Cretonotos gangis aufgeführten Futterpflanzen findet sich keine die PA enthält, aber Boppré und Schneider (1985) zeigten, daß von der Raupe aufgenommenes PA bei der Morphogenese der Coremata und als Pheromonvorstufe von Bedeutung ist. Es ist also anzunehmen, daß die Raupen dieser Art auch auf PA-haltigen Pflanzen fressen.

Für Rhodogastria astreus ist keine Futterpflanze bekannt, dafür wurden Falter dieser Gattung, an absterbenden, PA-haltigen Pflanzen saugend beobachtet (Boppré 1981). Die in Kapitel 3.3.3 beschriebenen Versuche mit reinem PA unterstützen die Vermutung, daß Rhodogastria aktiv PA aufnimmt und u.a. dadurch vor dem gefressen werden geschützt ist. Diese Versuche können jedoch nur ein Hinweis dafür sein, daß Nachtfalter sich durch PA schützen, weitere quantitative Untersuchungen mit auf halbsynthetischer Diät gezüchteten Rhodogastria könnten die Vermutung bekräftigen. Der hohe Prozentsatz genießbarer Individuen bei Rhodogastria astreus und die graduierten Reaktionen des H.b.4-Weibchens auf die einzelnen Falter (Kapitel 3.3.1) weisen auf ein intraspezifisches Genießbarkeitsspektrum ("palatability spectrum", Brower et al. 1968) hin. In Verbindung mit der

Lauterzeugung, die alle Individuen zeigen, könnte man hier von intraspezifischer Mimikry (Automimikry) sprechen, ähnlich dem Fall des Monarch-Falters (Brower 1969). In diesem Zusammenhang lassen die Ergebnisse für die gezuchteten Arctiiden (Kapitel 3.3.2) erwarten, daß z.B. bei Creatorotos gangis und Pericallia ricini der Anteil ungenießbarer Individuen ansteigt, wenn in regenreichen Jahren mehr und andere Futterpflanzen zur Verfügung stehen. Es wäre dann auch denkbar, daß der Anteil ungenießbarer Falter innerhalb einer Art, mit dem Auftreten bestimmter Pflanzen im Jahresverlauf schwankt. Anders sieht es bei der Gattung Amsacta aus, deren zwei Vertreter, Amsacta emittens und A. albistriga, in jeweils 96% aller Fälle gefressen wurden. Diese Gattung scheint ganz auf den chemischen Schutz zu verzichten und ist zudem kaum akustisch aktiv. Das unterstützen die Ergebnisse von Advani (1980, 1981a, b, 1982, 1983a), der Amsacta moorei in den Mägen von fünf nordindischen Fledermaus-Arten fand (siehe oben). Die Überlebensstrategie dieser Gattung liegt wohl im Massenauf-treten, was sie zum Schädling an Kulturpflanzen werden läßt (Fletcher 1914). Besonders eindrucksvoll demonstriert Amsacta albistriga diese Strategie, da sie am Campus nur an wenigen Abenden im Jahr vor 24:00 in großer Anzahl am Licht anzutreffen war. Sie ist also nur kurzzeitig aktiv, zu Nacht- und Jahreszeiten wo die Insektenpopulation groß ist (vergl. Tab. 2).

Alle Arctiiden-Arten der Unterfamilien Micrarctiinae, Nyctemerinae, Callimorphinae und Lithosiinae (Abb. 11) wurden als ungenießbar eingestuft, wobei für die ersten drei ein Zusammenhang zwischen Futterpflanze oder aktiver PA-Aufnahme und der Ungenießbarkeit zu bestehen scheint. Utetheisa lotrix gehört zu den häufigsten Arctiiden-Arten in Madurai und Fletcher (1914) gibt für diese Art u.a. Crotalaria als Futterpflanze an (Tab. 14). Für verschiedene Arten der Gattung Utetheisa wurde gezeigt, daß über die Futterpflanze aufgenommenes PA als Vorstufe für die Pheromonsynthese dient

(Conner et al. 1981). Auf halbsynthetischer Diät, ohne PA, gezogene Utetheisa lotrix wurden in 87% aller Fälle gefressen (Tab. 9), was darauf hindeutet, daß unter den gefangenen Faltern auch solche waren, die im Raupenstadium kein oder nicht genügend PA aufgenommen haben, denn 15% der gefangenen Falter wurden gefressen (Tab. 6).

Tab. 14: Futterpflanzen und PA-Aufnahme bei einigen Nachtfaltern

Familie	Art	Futterpflanze	PA	Quelle
Noctuidae				
	<i>Polytela gloriosae</i>	<i>Amaryllis</i> Liliaceae	?	Fletcher 1914
Lymantriidae				
	<i>Euproctis scintillans</i>	<i>Crotalaria</i>	?	"
Hypsiidae				
	<i>Aganais ficus</i>	<i>Ficus</i> spp.	?	"
	<i>Digama</i> spp.	?	+	Boppré 1986
	<i>Eligma narcissus</i>	<i>Ailanthus</i>	?	Fletcher 1914
Agaristidae				
	<i>Aegocera venulia</i>	<i>Trianthena</i> , <i>Boerhavia</i>	?	"
Arctiidae				
	<i>Rhodogastria astreus</i>	?	+	Boppré 1981
	<i>Nyctemera</i> spp.	?	+	"
	<i>Argina cribraria</i>	<i>Crotalaria</i>	?	Fletcher 1914
	<i>A. syringa</i>	<i>Crotalaria</i>	?	"
	<i>Utetheisa lotrix</i>	<i>Crotalaria</i> , <i>Heliotropium</i>	?	"
	<i>Pericallia ricini</i>	polyphag	?	"
	<i>Cretonotos gangis</i>	polyphag	?	"
	<i>Amsacta albistriga</i>	polyphag	?	"

Da keine der acht gefangenen Nyctemera spp. von den Fledermäusen verletzt wurde und bekannt ist, daß die Vertreter dieser Gattung als Imagines absterbende PA-haltige Pflanzen aufsuchen (Boppré 1981), oder deren Raupen an solchen Pflanzen fressen (Benn et al. 1979), kann auch hier vermutet werden, daß auch die beiden beschriebenen Nyctemera-Arten durch PA geschützt sind. Die Tatsache, daß zwei ohne PA aufgezogene Nyctemera lacticinia bei den Fütterversuchen trotzdem gemieden wurden, läßt sich nur erklären, wenn man annimmt, daß sie schon im Eistadium PA von ihren Eltern besaßen, wie es z.B. Dussourd et al. (1984) für Utetheisa ornatatrix gefunden haben, von dem sie noch als Imagines profitieren.

Auch für die beiden Argina-Arten kann man sicher annehmen, daß ihr Schutz auf Crotalaria als Raupenfutterpflanze und somit auf PA beruht. Für beide Arten gibt Fletcher (1914) Crotalaria als einzige Futterpflanze an (Tab. 14) und bei Argina cribraria konnte PA im Körper nachgewiesen werden (Rothschild et al. 1979). Dies wird noch bekräftigt durch die Beobachtung, daß beide Arten stark nach Crotalaria-Samen riechen und die Fledermäuse diese Falter nie berührten.

Für die einheitlich ungenießbaren Lithosiinen (Flechtenbären) liegen keine Angaben über Futterpflanzen oder toxische Substanzen im Körper vor. Es ist aber anzunehmen, daß sie wie die europäischen Vertreter dieser Unterfamilie überwiegend an Flechten (Lichenes) fressen. Die Flechten sind dafür bekannt, daß bei der Symbiose zwischen Algen und Pilzen besondere Stoffwechselprodukte, die sogen. "Flechtenstoffe" (z.B. Chinone), anfallen (Strasburger 1978). Diese könnten die Ursache für die Ungenießbarkeit der Lithosiinen sein, die bisher kaum untersucht sind. Lediglich Frazer und Rothschild (1961) berichten, daß der Erlenflechtenbär (Eilema griseola) von der braunen Langohr-Fledermaus

(Plecotus auritus) abgelehnt wird. Aufgrund der hier gemachten Beobachtungen und der an sekundären Pflanzenstoffen reichen Futterpflanzen lassen Untersuchungen zur chemischen Ökologie der Lithosiinen interessante Ergebnisse erwarten.

Die ungenießbaren und fakultativ genießbaren Arten sind, mehr oder weniger deutlich aposematisch gefärbt (Abb. 10 und 11). Unter den aposematisch gefärbten Arten sind damit 78% wirklich vor Fledermäusen geschützt, während die kryptisch gefärbten Arten in der Regel keinen chemischen Schutz besaßen. Dieser Prozentsatz zeigt auffällige Übereinstimmung mit dem von Bakus (1981) am Großen Barriere Riff ermittelten Wert. Bei dieser Studie waren 73% aller aposematisch gefärbten Invertebraten für Fische toxisch, gegenüber nur 25% der kryptisch gefärbten Arten. Von vergleichbaren Werten berichtet auch Carpenter (1921), der Insekten an Affen verfütterte. Bei Laboruntersuchungen (Marsh und Rothschild 1979) an Mäusen zeigten sich deutliche Unterschiede in deren Reaktion auf injizierte Extrakte von aposematischen Lepidopteren gegenüber solchen von kryptisch gefärbten, die keine toxischen Reaktionen auslösten. Diese Arbeiten bestätigen die Überlegung, daß auffällige Färbung der Beutetiere als ein mit Ungenießbarkeit gekoppeltes Signal (Cott 1957) für optisch orientierte Jäger einhergeht und dadurch Mimikry-Ringe möglich werden, wie auch die Untersuchungen von Brower und Brower (1964) am Monarchfalter und dessen Nachahmer zeigen. Für Nachtfalter ist dieser optische Schutz durchaus von Bedeutung, denn wie die Arbeit von Collins und Watson (1983) zeigt, werden Nachtfalter besonders kurz nach Sonnenaufgang von Vögeln erbeutet, wenn sie noch kein Versteck gefunden haben.

Da für insektivore Fledermäuse, abgesehen vom Fluchtverhalten (Chase 1981), bisher keine optische Orientierung nachgewiesen ist, stellt sich die Frage wie die Nachtfalter ihre Ungenießbarkeit mitteilen, ohne daß die Fledermaus bei

jedem Zusammentreffen zubeißen muß. Zwei Formen der Kommunikation sind denkbar: I. akustische Signale, die der Fledermaus schon auf Distanz Ungenießbarkeit signalisieren (Kapitel 4.6) und II. olfaktorische Signale, z.B. Pyrazine (Guilford et al. 1987), die auf kurze Distanz wirksam werden können. Dabei könnten natürlich auch beide Formen nebeneinander auftreten.

Über den Geruchssinn bzw. die olfaktorische Orientierung bei Fledermäusen ist nur wenig bekannt (Obst und Schmidt 1976; Schmidt 1975; Schmidt und Greenhall 1971). Die Ergebnisse der hier durchgeführten Fütterversuche lassen aber vermuten, daß der Geruch eine wichtige Rolle bei der Beuteerkennung auf kurze Distanz (<10 cm) spielt. Der unangenehme Geruch einiger Nachtfalter-Arten (z.B. Argina spp., Aganais ficus, Asota spp.) und der Befund, daß diese Arten nie von den Versuchsfledermäusen berührt wurden (auch wenn die Lauterzeugung der Falter ausgeschaltet wurde!), ist ein sicherer Hinweis auf die Wirksamkeit olfaktorischer Signale gegen Fledermäuse. Der Geruch könnte also auch als aposematisches Signal eingesetzt werden. Rothschild (1961, 1964) spricht in diesem Zusammenhang bei Insekten allgemein von "defensive odours" und zeigt mehrere Fälle olfaktorischer Mimikry, sowohl Müllersche als auch Batessche, auf. Untersuchungen an naiven Küken zeigen, daß die Stoffgruppe der Pyrazine als universale olfaktorische Warnstoffe fungieren können (Guilford et al. 1987), so wie z.B. die Farbkombination schwarz-gelb als universales optisches Warnsignal existiert. Pyrazine sind inzwischen auch in verschiedenen Arctiiden nachgewiesen worden (Rothschild pers. Mitt.) und es wäre zu prüfen, ob und wie Fledermäuse auf diese Stoffe reagieren.

Abschließend sei noch kurz erwähnt, daß sich manche Nachtfalter auch mechanisch gegen das gefressen werden schützen, z.B. durch ihre Größe oder durch Dornen an den Beingelenken, die wiederum auch toxische Substanzen

enthalten können (Rothschild et al. 1970). Sphingiden und Noctuiden mit einer Vfl von größer als 40 mm konnten in der Regel nicht mehr von Hipposideros bicolor überwältigt werden, wohl aber von der größeren Megaderma lyra. Auch Henson et al. (1987) berichten, daß Pteronotus parnellii Sphingiden mit einer Flügelspannweite von etwa 110 mm nicht mehr fängt. Auf die Wirksamkeit der Dornen kann hier nur durch die hastigen Bewegungen (Kapitel 3.3.1) der Fledermäuse geschlossen werden, es liegen aber keine systematischen Beobachtungen dazu vor.

4.4 Das Hörvermögen der Nachtfalter

Eggers (1919) beschrieb Tympanalorgane bei 20 Nachtfalter-Familien, von denen bislang die folgenden mit elektrophysiologischen Methoden auf ihr Hörvermögen untersucht wurden: Agaristidae, Arctiidae, Geometridae, Lymantriidae, Noctuidae, Notodontidae, Pyralidae, Thaumetopoeidae, Thyretidae und Uranidae (z.B. Agee 1967; Coro 1986; Fullard 1982; Fullard et al. 1983; Pérez und Zanthiev 1976; Roeder 1974; Surlykke 1984, 1986). Mit dieser Untersuchung werden zusätzlich Audiogramme für die Familien Hypsidae und Drepanidae vorgelegt. Die Audiogramme der in Madurai untersuchten Nachtfalter haben BF und Antwortschwellen bei BF, die mit denen von Nachtfaltern aus Kanada (Fullard und Barclay 1980), Europa (Surlykke 1986), Afrika (Fenton und Fullard 1979) und neotropischen Regionen Südamerikas (Fullard 1984a, b) vergleichbar sind.

Es wird vermutet, daß Nachtfalter in Gebieten mit einer artenreichen Fledermausfauna und der damit verbundenen größeren Vielfalt an Echoortungssignalen, ein besseres Gehör besitzen als in Gebieten mit nur wenigen Fledermäusen (Fenton und Fullard 1981). Im Vergleich zu Nachtfaltern von Kanada hatten Nachtfalter von zwei verschiedenen Orten in Afrika niedrigere Hörschwellen unter 25 kHz und über 80 kHz

(Fullard 1982). Diese Beobachtungen korrelieren mit einem breiteren Frequenzbereich, den die Fledermäuse in Afrika für die Echoortung nutzen, verglichen mit den Fledermäusen in Kanada. Im direkten Vergleich an einer Nachtfalter-Art, die in Gegenden mit unterschiedlichen Fledermauspopulationen vorkommt, wurde dieser Einfluß gezeigt. Audiogramme von Ascalapha odorata (Noctuidae) aus Panama zeigen niedrigere Schwellen über 50 kHz, als die von Exemplaren von Kauai (Hawaii), wo nur eine insektivore Fledermaus-Art vorkommt (Fullard 1984b). Die insektivoren Fledermäuse von Madurai, mit Ausnahme der beiden Hipposideros-Arten, nutzen einen Frequenzbereich von etwa 15 - 65 kHz für die Echoortung. Dies korreliert mit dem Frequenzbereich, in dem die untersuchten Nachtfalter ihr bestes Hörvermögen zeigen (Tab. 11; vergl. Abb. 14 und 16). Für den Frequenzbereich über 100 kHz liegen nur wenig Daten über das Hörvermögen der Nachtfalter vor. Die von Fullard (1984b) an Nachtfaltern aus Panama bei 150 kHz gemessenen Antwortschwellen, waren generell um etwa 20 dB höher als die für indische Nachtfalter. Für Nachtfalter von Kauai (Hawaii) konnte die Antwortschwelle für 150 kHz selbst bei einem Schalldruck von 115 dB SPL nicht ermittelt werden (Fullard 1984b). Die für indische Nachtfalter gefundenen niedrigeren Antwortschwellen könnten durch den Jagddruck der beiden sympatrischen Hipposideros-Arten bedingt sein. Grundsätzlich bestätigen die für indische Nachtfalter gemessenen Audiogramme die von Fenton und Fullard (1981) und Fullard (1982, 1984b) aufgestellte Hypothese, daß das Hörvermögen der Nachtfalter auf die Echoortungssignale der sympatrischen Fledermäuse abgestimmt ist.

Tympanalorgane finden sich an zwei verschiedenen Positionen am Rumpf von verschiedenen Nachtfalter-Familien. Bei der Überfamilie Noctuoidea liegt das Tympanalorgan im Metathorax und mit Ausnahme der Notodontiden befinden sich je zwei Sinneszellen (A-Zellen) im einzelnen Organ; Notodontiden besitzen nur eine A-Zelle pro "Ohr" (Eggers 1919; Surlykke 1984). Bei den Drepaniden, Geometriden und

den Pyraliden befinden sich die "Ohren" im Abdomen und enthalten je vier A-Zellen (Kennel und Eggers 1933; Roeder 1974; Pérez und Zanthiev 1976). Suga (1961) zeigte, daß die A1-Zelle im "Ohr" der Noctuiden eine um 20 dB niedrigere Antwortschwelle hat als die A2-Zelle. Eine vergleichbare Graduierung in der Empfindlichkeit der A-Zellen wurde auch für die Geometriden (Roeder 1974) und die Pyraliden (Pérez und Zanthiev 1976) gefunden. Da die Notodontiden nur über eine A-Zelle verfügen und daher die Schall-Intensität nur über die Latenz der neuronalen Antwort und/oder über die Anzahl der Aktions-Potentiale kodiert werden kann, beträgt der Dynamikbereich nur 20 - 25 dB (Surlykke 1984).

Die Notodontiden haben Antwortschwellen bei BF, die im Mittel etwa 15 dB höher sind als die der Arctiiden, Hypsiden und Noctuiden. Gegenüber den Pyraliden und den Geometriden beträgt die mittlere Differenz sogar 18 dB. Antwortschwellen bei BF von etwa 50 dB SPL, wie hier für indische Notodontiden gemessen, finden sich auch für solche aus Panama (Fullard 1984a) und für zwei europäische Arten (Surlykke 1984). Das im Vergleich zu anderen Nachtfalter-Familien schlechte Gehör der Notodontiden könnte durch die einzelne A-Zelle pro "Ohr" bedingt sein; d.h. mehr A-Zellen ermöglichen niedrigere Antwortschwellen, bzw. einen größeren Dynamikbereich. Periphere neuronale Interaktionen (z.B. laterale Inhibition) in Tympanalorganen mit mehr als einer A-Zelle (Suga 1961; Coro und Pérez 1983) wären eine Möglichkeit den Dynamikbereich und damit auch die Sensitivität des Hörsystems zu erhöhen. Fullard (1984a) diskutierte seine Ergebnisse von Notodontiden aus Panama bereits in diesem Zusammenhang, bislang waren jedoch nicht genügend Daten aus einem Gebiet verfügbar, um diese Hypothese zu stützen. Besonders die für die Notodontiden und Pyraliden gemessenen Audiogramme unterstützen die Überlegung, daß ein Zusammenhang besteht zwischen der Anzahl der A-Zellen pro "Ohr" und der Empfindlichkeit des Gehörs bei verschiedenen Nachtfalter-Familien. Leider sind aber die Werte für

Familien mit zwei A-Zellen recht uneinheitlich. Die Lymantriiden, zum Beispiel, haben recht hohe Antwortschwellen, während einige Arctiiden und Noctuiden sehr niedrige Antwortschwellen bei BF besitzen, die mit denen der Pyraliden, mit vier A-Zellen pro "Ohr", vergleichbar sind (Abb. 13). Die Differenz der Antwortschwellen bei BF von 18 dB zwischen den Notodontiden und den Pyraliden oder Geometriden läßt sich nicht mehr durch eine Direktionalität der Tympanalorgane erklären. Coro et al. (1986) ermittelten für Empyreuma pugione (Arctiidae) eine Differenz von nur 5 dB für die Antwortschwellen, gemessen mit dem Lautsprecher im Winkel von 90° zum ipsilateralen Ohr, gegenüber dem Lautsprecher in der Position mit niedrigster Antwortschwelle.

Eggers (1919) beschreibt Unterschiede in der Morphologie der Tympanalgruben bei Nachtfaltern, die ebenfalls eine mögliche Ursache für Unterschiede im Hörvermögen der Nachtfalter sein könnten. Im Vergleich zu anderen Nachtfalter-Familien besitzen z.B. Agaristiden, Lymantriiden und Notodontiden kleine Tympanalgruben und keine Tympanaldeckel. Bei zwei Notodontiden-Arten aus Panama konnte Fullard (1984a) einen Einfluß der Tympanaldeckel auf die Antwortschwellen für Frequenzen über 60 kHz zeigen. Da hier die Morphologie nicht systematisch erfaßt wurde, können zu dieser Überlegung keine Aussagen gemacht werden.

Bislang gilt der Jagddruck der Fledermäuse als der wichtigste Faktor, der das Hörvermögen der Nachtfalter beeinflußt (Fullard 1984b; Fullard und Barclay 1980). Bei Audiogrammen von Noctuiden von den Färöer Inseln, wo es keine Fledermäuse gibt, fand Surlykke (1986) jedoch keine Unterschiede im Hörvermögen gegenüber Nachtfaltern aus Gegenden mit Fledermäusen. Im Gegensatz dazu fand Eggers (1919) kein Tympanalorgan bei den flügellosen Weibchen von Orgyia (Lymantriidae), jedoch ein gut entwickeltes bei deren geflügelten Männchen. Dies führt zu der Überlegung, daß bei

nicht fliegenden Nachtfaltern das Tympanalorgan verkümmert sein kann, da die Wahrscheinlichkeit eines Zusammentreffens mit einer Fledermaus gering ist. Die evolutiven Zeitspannen die für eine solche Reduktion notwendig sind, scheinen jedoch sehr lang zu sein, wie das Beispiel der Noctuiden auf den Faroer Inseln zeigt, die dort mindestens seit Ende der letzten Eiszeit keine Fledermäuse mehr zu hören bekommen, aber trotzdem noch gut hören (Surlykke 1986).

Es stellt sich hier die Frage, ob alle Nachtfalter dem gleichen Druck durch insektivore Fledermäuse unterliegen, bzw. ein gutes Gehör brauchen? Die Lasiocampiden, Cossiden, Saturniiden oder Bombyciden sind Beispiele dafür, daß Gehörsinn nicht zwingend notwendig ist, um eine erfolgreiche Fortpflanzung zu gewährleisten. Die Arten dieser Familien sind sehr kurzlebig, da sie im Adultstadium keine Nahrung zu sich nehmen, und fliegen eigentlich nur zum Zwecke der Fortpflanzung. Die potentielle Lebensdauer könnte also ein Faktor sein, der mit der Entwicklung eines leistungsfähigen Gehörs verknüpft ist. Demnach müßten langlebige Arten ein besseres Gehör besitzen als kurzlebige. Eine solche Tendenz zeigt sich bei den hier vorgestellten Daten bestätigt, denn die schlechter hörenden Lymantriiden und Notodontiden haben nur eine kurze Lebenserwartung, da auch sie keine Nahrung aufnehmen. Die besser hörenden Familien besitzen alle einen Saugrüssel, mit dem sie Nahrung aufnehmen, und sind damit langlebiger, d.h. ihre Chancen, mit einer Fledermaus zusammenzutreffen, sind größer und damit ein gutes Gehör eher von Nutzen.

Ein weiterer Faktor, der in diesem Zusammenhang zu diskutieren wäre, ist der Lebensraum der Nachtfalter bzw. die Jagdareale der Fledermäuse. Wie Habersetzer (1983) zeigte, bevorzugen die verschiedenen Fledermaus-Arten in Madurai unterschiedliche Jagdareale bestimmter Qualität. Die beiden Taphozous-Arten, jagen ausschließlich im freien Luft-raum, weit entfernt von jeglicher Vegetation, während die

beiden Hipposideros-Arten um und in Bäumen und Sträuchern jagen. Eine ähnliche Bevorzugung bestimmter Biotope zeigen auch einige Nachtfalter. Während Noctuiden, Arctiiden, Pyraliden und Geometriden an jedem Ort gefangen wurden, an dem die Lichtfalle aufgestellt wurde, waren Lymantriiden und Notodontiden nur im Botanischen Garten in Anzahl zu fangen, nicht aber am Fakultätsgebäude im Grasland, nur etwa 200 Meter entfernt. Lymantriiden und Notodontiden sind generell eher in Wald- und Buschlandschaften zu finden (Dierl pers. Mitt.). Es wäre also zu erwarten, daß Falter dieser beiden Familien, ein Gehör aufweisen, welches mehr auf die Echoortungsfrequenzen der Hipposideros-Arten (>100 kHz) abgestimmt ist. Ein solche Abstimmung des Gehörs wurde allerdings nur für eine Art, Laelia exclamationis, gefunden, so daß der Lebensraum der Nachtfalter keine so wichtige Rolle für die Entwicklung des Gehörsinns zu spielen scheint.

Wie durch die Lichtfallen-Insektenfänge gezeigt, liegt der Anteil hörfähiger Nachtfalter zwischen etwa 32% und 95% (Abb. 5), abhängig von der Jahreszeit. Besonders während und kurz nach dem Monsun, wenn es viele Nachtfalter gibt, ist auch der Anteil hörfähiger Arten am größten. Beachtet man dazu die große Einheitlichkeit der in Abb. 17 dargestellten gemittelten Audiogramme, so kommt man zu dem Schluß, daß die Leistungsfähigkeit des Gehörsinnes bei Nachtfaltern, soweit vorhanden, mehr durch den evolutiven Druck der Fledermäuse beeinflußt und weniger durch morphologische oder neuronale Unterschiede der Tympanalorgane bestimmt wird. Die kurzlebigen Lymantriiden und Notodontiden scheinen jedoch diesem Druck auszuweichen, indem sie nur zum Zweck der Paarung (Männchen) oder zur Eiablage (Weibchen) fliegen.

4.5 Lautäußerungen

Aktive, gesteuerte Lauterzeugung ist im Reich der Insekten sehr weit verbreitet (Alexander 1967; Haskell 1961,

1974) und für die Lepidopteren finden sich zahlreiche Berichte über Stridulation, die bis weit in das letzte Jahrhundert zurückreichen (z.B. Edwards 1889; Laboulbène 1864; Lovatt 1881). Bislang wurden bei folgenden Familien der Lepidopteren Lautäußerungen beschrieben: Arctiidae, Agaristidae, Ctenuchidae, Lymantriidae, Noctuidae, Nymphalidae, Pyralidae und Sphingidae (Zitate siehe Einleitung). Die Bedeutung dieser Lautäußerungen ist mit Ausnahme der Arctiiden (und Ctenuchiden) und der Pyraliden kaum untersucht, es wird aber in vielen Fällen eine intraspezifische Funktion bei der Paarung vermutet. Beobachtungen und Versuche bekräftigen diese Vermutung auch für einige Arctiiden (Conner 1987; Peter 1912; Portilla et al. 1987); für Männchen der Unterfamilie Gallerinae (Pyralidae) gilt die akustische Kommunikation bei der Paarung als nachgewiesen (Spangler 1988). Lediglich für die Arctiiden und die Ctenuchiden konnte bislang gezeigt werden, daß Lautäußerungen auch als zwischenartliche Signale für Ultraschall hörende Freßfeinde dienen können (Dunning und Roeder 1965; Fullard 1984c; Webster und Durlach 1963). Über die Wirkungsweise dieser Laute auf Fledermäuse gibt es folgende Hypothesen: I. sie stören das Echoortungssystem (jamming) II. sie lösen eine Schreckreaktion aus (startling) und III. sie dienen als Informationsträger (aposematisches Signal) und teilen der Fledermaus Ungenießbarkeit mit (Fenton und Fullard 1981; Stoneman und Fenton 1986). Durch die Versuche von Surlykke und Miller (1985) kann die Jamming-Hypothese als widerlegt angesehen werden. Dagegen fehlen bislang Versuche, die klar zeigen, ob es sich bei diesen Lauten um ein aposematisches Signal handelt, oder ob sie bei den Fledermäusen eine Schreckreaktion auslösen, welche die Falter zur Flucht nutzen.

Es soll nun versucht werden die bei vier Nachtfalter-Familien gefundenen Lautäußerungen, in Verbindung mit den bei den Fütterversuchen gemachten Beobachtungen, zu bewerten.

Alle sieben Hypsiden-Arten waren zu Lautäußerungen befähigt, die, mit Ausnahme von Eligma narcissus, von Stridulationsorganen auf den Flügeln (Abb. 22) erzeugt werden, also mit dem Flügelschlag gekoppelt sind. In der umfangreichen Literatur über Lautäußerungen bei Lepidopteren konnte keine Beschreibung dieser Stridulationsorgane gefunden werden. Es erscheint aber höchst unwahrscheinlich, daß die auffälligen Stridulationsorgane bisher unbeobachtet geblieben sind. Hier liegen erstmals Lautaufnahmen und Leistungsspektren von Vertretern dieser Familie vor (Abb. 23 und 24). Das Verhalten der Fledermäuse gegenüber Tieren mit intaktem und solchen mit entferntem Stridulationsorgan (Kapitel 3.3.6) läßt vermuten, daß die Laute eine abstoßende Wirkung besitzen, also als zwischenartliches Signal dienen. Die Beobachtung, daß die Lautäußerungen bei den großen Hypsiden (Aganais ficus und Asota spp.) besonders dann deutlich hörbar waren, wenn man die Tiere störte oder Fledermäuse anwesend waren, unterstützt diese Vermutung. Weitere Experimente sind nötig diese Vermutung zu bekräftigen.

Die Bedeutung der regelmäßigen Einzelpulse bei Eligma narcissus (Abb. 23) bleibt unklar, da die Laute nur bei taktiler Stimulation, nicht aber bei den Fütterversuchen auftraten und keine Geschlechtsspezifität erkennbar war.

Lautäußerungen sind bei den Lymantriiden bislang nur von der Nonne (Lymantria monacha) bekannt und das Stridulationsorgan im Abdomen wurde von Krüger (1913) beschrieben. Die bei den Weibchen der Gattungen Euproctis und Porthesia gefundenen Lautäußerungen (Abb. 25), die mit dem Flügelschlag gekoppelt sind, haben eindeutig die Funktion eines zwischenartlichen Signals, wie die in Kapitel 3.3.5 beschriebenen Experimente zeigen. Damit ist erstmals auch für die Lymantriiden eine aktive akustische Interaktion mit Fledermäusen nachgewiesen, durch die die Falter geschützt

sind. Da das Stridulationsorgan bisher nicht lokalisiert werden konnte bleibt unklar, ob die Lauterzeugung auf die Weibchen beschränkt ist und Laute der kleinen Männchen vielleicht nur deshalb nicht festgestellt wurden, weil das Mikrophon zu unempfindlich war. Von über 700 Euproctis lunata-Männchen wurden nur sechs nicht gefressen, was darauf hindeutet, daß keine Lautäußerungen vorliegen, denn es wäre ein anderes Verhalten der Fledermäuse zu erwarten, wenn auch die Männchen Laute erzeugen würden. Damit wäre mit der Gattung Euproctis zum erstenmal nachgewiesen, daß sich nur ein Geschlecht einer Art aktiv akustisch vor Fledermäusen schützt; bei den Arctiiden und den Hypsiden besitzen immer beide Geschlechter schallerzeugende Organe.

Die "Warn-Laute" der Arctiiden und Ctenuchiden werden seit der Arbeit von Dunning und Roeder als zwischenartliches akustisches Signal verstanden, das, wie auch immer, die Bärenspinner vor den Fledermäusen schützt. Die Beobachtung, daß in Kanada unter den im Frühjahr vorkommenden Arctiiden-Arten, wenn sich die Fledermäuse noch in Winterschlaf befinden, mehr "stumme" Vertreter sind als unter den Sommer-Arten, die dem Jagddruck der Fledermäuse ausgesetzt sind (Fullard 1977), bestätigt die Bedeutung dieser Laute. Da in den Tropen das ganze Jahr hindurch rege Fledermausaktivität herrscht, sollte sich dies dann auch auf die Lautäußerungen der dort vorkommenden Arctiiden auswirken. Von den 18 Arctiiden-Arten zeigten nur zwei keinerlei Anzeichen von Lautäußerungen. Dies waren die beiden stark nach Crotalaria-Samen riechenden Argina-Arten, die, wenn auch stumm, nie von den Fledermäusen angerührt wurden. Bei allen anderen Arten wurden Lautäußerungen festgestellt oder werden solche vermutet (Estigmene irregularis).

Blest (1964) machte die Beobachtung, daß genießbare Bärenspinner bei taktiler Stimulation eher klicken als ungenießbare. Die hier gefundenen taktilen Auslöseschwellen bestätigen Blests Beobachtung nicht (Tab. 12), mit der

Ausnahme von Argina spp., die ungenießbar sind und nie klicken. Dagegen bestätigt sich eher die Vermutung von Fullard und Fenton (1977), daß kleinere Arctiiden eher klicken als große. Mit der Ausnahme von Rhodogastria astreus zeigen die kleinen Arctiiden niedrigere Stimulations-schwellen und dieser Trend ist sogar noch innerhalb der Unterfamilie Lithosiinae feststellbar (Kapitel 3.3.1). Dies erscheint sinnvoll, wenn man berücksichtigt, daß bei Futter-versuchen größere Arctiiden weitaus öfter angebissen wurden und dies überlebten, als z.B. die kleinen Lithosiinen. Es muß betont werden, daß die taktile Schwelle hier mehr aus vergleichend historischen Gründen bestimmt wurde, sie aber eigentlich unphysiologisch ist.

Aus diesem Grund soll versucht werden die Klick-Laute der Arctiiden nach anderen Gesichtspunkten zu ordnen. Die von Fullard und Fenton (1977) durchgeführte Einordnung der Laute in Einzel-Pulse und Pulssilben findet sich hier bestätigt und es läßt sich eine klare Trennlinie ziehen zwischen Arten, die Einzel-Pulse (alle Arten außer Lithosiinae) und solche die Pulssilben (Lithosiinae) erzeugen. Rhodogastria astreus ist auch hier die Ausnahme, denn sie erzeugt als einzige Arctiine Pulssilben. Als neuen, aber für das Verständnis der akustischen Interaktion zwischen Fledermäusen und Arctiiden wichtigen Punkt, möchte ich hier einige Beobachtungen über den Zeitpunkt der Lauterzeugung kurz diskutieren. Bei den Fütterversuchen fiel auf, daß die kleinen aber akustisch potenten Lithosiinen immer erst dann klickten, wenn die Fledermaus eigentlich nur noch die Flügel hätte schließen müssen, um den Falter zu erbeuten. Gleiches konnte gelegentlich auch für Amsacta emittens und für Utetheisa lotrix beobachtet werden. Bei den kräftigen Arten Rhodogastria astreus und Pericallia ricini konnte dagegen wiederholt beobachtet werden, daß die Falter permanent klickend im Käfig umherflogen, ohne von den Fledermäusen attackiert zu werden. Dies könnte man so deuten: die kleinen Lithosiinen setzen eher auf den Überraschungseffekt, während

die großen Arten ihre "Alarmanlage" permanent, zur Kommunikation auf größere Distanz, betreiben. Da die kleinen Arten kaum leiser klicken als die großen (Tab. 12), ist nicht auszuschließen, daß dieses unterschiedliche Verhalten energetische Gründe hat.

Es bleibt die Frage offen, warum die beiden Argina-Arten gar nicht klicken und warum die beiden häufigen Amsacta-Arten ebenso häufig einfach das Klicken "vergaßen" und gefressen wurden? Bei Argina könnte der starke Geruch die Ursache dafür sein, daß sie nicht angegriffen werden. Bei den Amsacta-Arten fällt auf, daß besonders Amsacta albistriga nur an wenigen Tagen im Jahr, dann aber in großer Anzahl auftritt; das Massenaufreten erhöht die Überlebenschance des einzelnen Falters, besonders wenn es zur Zeit hoher Insektendichte stattfindet, wie dies bei Amsacta albistriga der Fall war.

Neuere Experimente stützen die Vermutung, daß auch bei Arctiiden, für die die Lauterzeugung bislang primär im Zusammenhang mit der Fledermausabschreckung gesehen wurde, diese auch eine intraspezifische Funktion bei der Paarung haben kann (Conner 1987; Portilla et al. 1987), wie von Peter (1912) im Freiland beobachtet. Da alle hier als lauterzeugend beschriebenen Arten auch funktionsfähige Tympanalorgane besitzen, ist für keine dieser Arten eine innerartliche Funktion der Laute ganz auszuschließen. Von einer Abstimmung des Gehörs auf das Frequenzspektrum der arteigenen Laute kann nicht gesprochen werden (vergl. Tab. 11 und 13). Da aber die Lautäußerungen aller Arten recht breitbandig sind, muß davon ausgegangen werden, daß sie auch gehört werden. Rückspielexperimente an Hörnervpräparaten könnten Aufschluß dazu geben.

Die bei der Noctuide Carea sp. gefundenen Lautäußerungen traten nur bei den Männchen auf und alle verfütterten Falter ($n < 10$) wurden gefressen. Dies legt den Schluß nahe,

daß die Laute in keinen Bezug zu Fledermäusen stehen, vielmehr kann eine innerartliche Funktion vermutet werden, wie bei Thecophora fovea (Surlykke und Gogala 1986) oder bei Agrotis fucosa (Wakamura 1977) vermutet. Aufgrund der Ähnlichkeit der Lautsilben von Carea sp. mit denen der Flechtenbären oder von Rhodogastria astreus (Abb. 20), kann nicht ausgeschlossen werden, daß Fledermäuse diese nicht unterscheiden können und die Männchen von Carea sp. damit unter natürlichen Bedingungen Schutz genießen, solange sie stridulieren.

Zusammenfassend kann zu den Lautäußerungen von Nachtfaltern in Madurai gesagt werden, daß nicht nur die Klicks der Arctiiden, sondern auch die erstmals beschriebenen Stridulationstöne der Hypsiden und der Gattungen Euproctis und Porthesia (Lymantriidae) als Warn- oder Schrecklaute für Fledermäuse (oder andere Ultraschall hörende Räuber) verstanden werden können. Die Laute dieser Arten liegen alle im Ultraschallbereich und deren Leistungsspektren sind so breitbandig, daß die Laute von allen sympatrischen insektivoren Fledermaus-Arten, aufgrund ihrer Audiogramme (Neuweiler et al. 1984), wahrgenommen werden sollten. Eine experimentelle Überprüfung der Wahrnehmbarkeit dieser Laute erscheint sinnvoll.

Die gewonnen Ergebnisse reichen nicht aus, das Problem der Wirkungsweise der Arctiiden-Klicks auf die Fledermäuse endgültig zu klären. Die Frage, ob es sich bei den Lauten um schreckauslösende (Stoneman und Fenton 1986) oder aposematische Signale (Dunning 1968; Surlykke und Miller 1985) handelt, kann aber aufgrund der hier gemachten Beobachtungen (z.B. permanentes Klicken von Rhodogastria astreus und Pericallia ricini und die Stridulationstöne der Hypsiden und Lymantriiden, die auch fledermausabschreckende Wirkung zeigen) eher zugunsten des aposematischen Signals entschieden werden. Für die Lautäußerungen der Lithosiinen, kurz vor dem Kontakt mit der anfliegenden Fledermaus, ist

aber ein Schreckeffekt nicht auszuschließen; allerdings sollten die Fledermäuse dann aber in der Lage sein zu lernen, was sie in den Versuchen nicht taten. Die unterschiedlichen Lautlängen (von <1 ms bei Arctiiden, bis ca. 10 ms bei den Hypsiden) und der variierende Zeitpunkt der Lautäußerungen (von permanent bei Rhodogastria astreus, Pericallia ricini, Euproctis spp. und den Hypsiden, bis kurz vor dem Kontakt mit der Fledermaus bei den Lithosiiden) lassen sich auf keinen Fall mit der von Fullard et al. (1979) formulierten Jamming-Hypothese vereinbaren.

4.6 Allgemeine Diskussion

Die Nahrungsanalysen zeigen, daß Nachtfalter bei drei von fünf untersuchten Fledermaus-Arten eine wichtige Rolle als Beutetiere einnehmen (Abb. 8 und 9), was auch schon für viele andere Arten bekannt ist (vergl. Kapitel 1.4). Es konnte für diese drei Arten gezeigt werden, wie sich das Nahrungsspektrum im Jahresverlauf ändert (Abb. 9) und die Nachtfalter, besonders während und nach dem Monsun (Sept. bis März), maßgebend zur Nahrung beitragen. Dies korreliert mit deren Auftreten in den Insektenfängen, besonders im Anteil der Biomasse (Abb. 4). Da mit einer Lichtfalle nur positiv phototaktische Insekten erfaßt werden, bleibt offen, wie sich der Anteil der Nachtfalter an der Insektenpopulation wirklich verhält. Trotz dieser Einschränkung zeigt sich deutlich, daß ihre Anzahl und Biomasse während und nach dem Monsun deutlich höher ist als während der Trockenzeit (April bis August; Abb. 3).

Die für 68 Nachtfalter-Arten gemessenen Audiogramme bestätigen prinzipiell die Vermutung von Fenton und Fullard (1981) und Fullard (1982), daß deren Hörvermögen auf die Echoortungslaute der sympatrischen Fledermaus-Arten abgestimmt ist. Während der Trockenzeit gehörten 32% bis 68% der am KKB gefangenen Nachtfalter zu hörfähigen Familien,

gegenüber 82% bis 95% während und nach dem Monsun (Abb. 5), d.h. zu Zeiten hohen Insektenangebotes ist auch der Anteil horfahiger Nachtfalter sehr hoch. Vergleichbare Daten hierzu liegen bisher nicht vor, lediglich Fenton und Fullard (1979) schätzten für Ontario, Kanada, und das südliche Afrika den Anteil der horfahigen Arten unter den dort vorkommenden Makrolepidoptera-Arten ab. Danach sind 85% der kanadischen und 94% der afrikanischen Nachtfalter-Arten hörfähig; ein Wert, der in der Größenordnung der hier für die Monsunzeit ermittelten Werte liegt. Da Fenton und Fullard (1979) aber nur die beschriebenen Arten in hör- und nicht hörfähig einteilten, hier aber die gefangenen Nachtfalter ausgewertet wurden, sind die gemachten Angaben nicht direkt vergleichbar. Es kann aber die Aussage gemacht werden, daß in beiden Fällen der größte Teil der Nachtfalter hörfähigen Arten zuzurechnen ist. Horfahigkeit als Notwendigkeit für die Auslösung des Fluchtverhaltens, das die Chance einer Fledermaus zu entkommen um etwa 40% erhöht (Roeder und Treat 1961), ist also eine häufige Form der Anpassung an den Jagddruck insektivorer Fledermäuse. Fledermäuse in Madurai müssen damit rechnen, daß mindestens jeder zweite Nachtfalter, dem sie im Verlauf eines Jahres begegnen, ein gut entwickeltes Gehör besitzt und sie frühzeitig hört.

Die mit Hipposideros bicolor durchgeführten Fütterversuche zeigen, daß weniger als ein Viertel der getesteten Arten ungenießbar oder nur fakultativ genießbar ist. Da die Futtermuster nur mit einer Fledermaus-Art durchgeführt wurden, ist zu fragen, ob und wie weit die Ergebnisse für die gesamte Fledermaus-Population in Madurai zu verallgemeinern sind. Leider erlauben die Kotprobenanalysen keine Aussage darüber, welche Nachtfalter-Arten unter natürlichen Bedingungen gefressen werden, was diese Frage klären könnte. Es muß daher betont werden, daß die Ergebnisse aus den Futtermusterversuchen, bedingt durch die Wahl des Versuchstieres - das unter natürlichen Bedingungen viele Nachtfalter frißt - und durch die Art der Versuchsdurchführung - die Entscheid-

ungen der Fledermäuse fanden fast ausschließlich im Flug statt, was dem natürlichen Verhalten dieser Art entspricht - die höchstmögliche Annäherung an natürliche Verhältnisse darstellte. Es ist daher anzunehmen, daß Nachtfalter-Arten, die in den Fütterversuchen zu 100% abgelehnt wurden, auch im Freiland abgelehnt werden. Dagegen ist aufgrund der räumlichen Begrenzung des Käfigs und der damit verbundenen mehrmaligen Begegnung zwischen Nachtfalter und Fledermaus, die Chance der fakultativ genießbaren Arten einer Fledermaus zu entgehen, im Freiland eher größer als im Versuch. Natürlich muß auch für die Fledermäuse davon ausgegangen werden, daß die geschmackliche Akzeptanz der einzelnen Arten gegenüber Nachtfaltern unterschiedlich ist, wie dies auch Freilandbeobachtungen an Vögeln zeigen, wo südamerikanische Fliegenschnäpper-Arten Arctiiden deutlich öfter fraßen als andere Vögel dies taten (Collins und Watson 1983). Natürlich hängt es auch vom Hungerzustand des Jägers bzw. vom Nahrungsangebot ab, ob bestimmte Falter gefressen werden oder nicht, wie die Beobachtungen an Euproctis lunata (Kapitel 3.3.5) vermuten lassen.

Verallgemeinert man die Ergebnisse der Fütterversuche und wendet sie auf die Insektenfänge an, so ist der Anteil geschützter Arten gering im Vergleich zu den hörfähigen. Ihr Anteil steigt nur im Februar und März deutlich über 10% und zeigt die Tendenz zu niedrigeren Anteilen während der Trockenzeit (Abb. 6). Ihr geringer Anteil während der Trockenzeit könnte mit der steigenden Bereitschaft der Fledermäuse, bei geringem Nahrungsangebot auch sonst abgelehnte Arten zu fangen bzw. zu "probieren" (Eckrich eigene Beobachtungen), erklärt werden. Dann wäre der Schutz dieser Nachtfalter nicht mehr wirksam. Blest (1964) beobachtete in Panama, daß ungenießbare Arctiiden und Ctenuchiden gleichmäßig über die Nacht hinweg gefangen wurden, während genießbare Arten bevorzugt in den Stunden vor Sonnenaufgang aktiv waren, konnte aber keine Erklärung für dieses Verhalten finden. Die ungenießbaren Nachtfalter

von Madurai zeigten im Auftreten in der Lichtfalle eine gleichmäßige Verteilung um Mitternacht, während die fakultativ genießbaren Arten deutlich vor Mitternacht auftraten (Abb. 7). Das frühe Auftreten der fakultativ genießbaren Arten könnte dahingehend gedeutet werden, daß sie ihre Aktivität in die Zeit allgemein hoher Insektenaktivität (Eckrich 1984) legen, um den Jagddruck zu verringern. Es bleibt aber unklar warum die fakultativ genießbaren Arten in Panama eher am frühen Morgen aktiv sind.

Die Entwicklung des Gehörs zur Fledermausfrüherkennung kann als grundlegende Anpassung der Nachtfalter angesehen werden, der bei einigen Familien die Fähigkeit zur Lauterzeugung folgte (Spangler 1988). Auch wenn bei den Arctiiden Lautäußerungen akustisch auslösbar sind (Abb. 21; Fullard 1984c), ist nicht klar ob diese Signale speziell gegen die Fledermäuse entwickelt wurden. Vielmehr weisen die Versuche von Masters (1979) darauf hin, daß bei Gefahr produzierte Stridulationstöne auf ganz verschiedene Räuber wirken und damit ein generelles Signalsystem der Insekten sind. Bei seinen Versuchen wurden stridulierende Wespen (Dasymutilla spp.) und Käfer (Tropisternus spp. und Omophron labiatus) deutlich seltener von Wolfsspinnen oder Mäusen (Peromyscus floridanus) getötet als nicht stridulierende Tiere dieser Arten. Da die Arctiiden auch bei taktiler Stimulation klicken ist nicht auszuschließen, daß diese breitbandigen Laute auch bei anderen Räubern, als bei Fledermäusen, erfolgreich zur Abwehr eingesetzt werden. Diese Vermutung wird durch die weite Verbreitung von Protestlauten unter den Insekten nur bestätigt (Alexander 1967; Haskell 1961, 1974). Anders als bei den Arctiiden verhält es sich wohl bei den hier erstmals beschriebenen Stridulationslauten der Hypsiden und Lymantriiden, die nur während des nächtlichen Fluges geäußert werden und damit in ihrer Wirkung auf Fledermäuse beschränkt sein dürften.

Es wird u.a. vermutet, daß die Stridulationstöne als aposematisches Signal dienen und Ungenießbarkeit signalisieren (Dunning 1968; Surlykke und Miller 1985). Der Befund, daß die meisten lauterzeugenden Arten ungenießbar waren (Tab. 12), stützt diese Vermutung. Zudem sind die meisten Arctiiden, alle Hypsiden und die Vertreter der Gattungen Euproctis und Porthesia auch aposematisch gefärbt (Abb. 10 und 11), was zu der Überlegung führt, daß ungenießbare Nachtfalter dies ihren unterschiedlichen Freßfeinden optisch und auch akustisch mitteilen. Neuere Untersuchungen weisen zudem darauf hin, daß es zusätzlich noch olfaktorische aposematische Signale gibt (Rothschild pers. Mitt.).

Der chemische Schutz, besonders der über die Aufnahme von sekundären Pflanzenstoffen erlangte, ist für die Tagfalter gut untersucht (Brower 1984). Für die Nachtfalter ist dieses Thema erst in der Expansion begriffen und da es immer noch sehr aufwendig ist die notwendigen chemischen Analysen durchzuführen, fehlen für die hier beschriebenen Fütterversuche Informationen über die Chemie der abgelehnten Arten. Der in Kapitel 4.3 gemachte Versuch, Daten über die Chemie und die Futterpflanzen der hier getesteten Nachtfalter-Arten zusammenzutragen, weist darauf hin, daß die Stoffgruppe der Pyrrolizidin-Alkaloide (PA) eine bedeutende Rolle beim chemischen Schutz der Nachtfalter spielt. Diese wird u.a. auch durch die in Kapitel 3.3.3 geschilderten Fütterversuche mit PA bekräftigt. Bei den PA scheint es sich um eine omnipotente Stoffgruppe zu handeln, die in vielen Pflanzen vorkommt, von vielen Tag- wie Nachtfaltern via Raupe oder direkt von der Imago aufgenommen wird und diesen als Pheromonvorstufe, wie auch als chemischer Schutz, bezüglich des Fortpflanzungserfolges doppelte Dienste leisten kann (Boppré 1986; Rothschild et al. 1979). Zudem sind z.B. alle bisher untersuchten Arctiiden in der Lage PA im Larvenstadium zu speichern, was für Herzglykoside nicht gilt (Rothschild et al. 1979). Nachtfalter sind durchaus in der Lage toxische Stoffe auch selbst zu synthetisieren (Bisset

et al. 1960; Rothschild et al. 1970), jedoch weisen die in Kapitel 4.3 angedeuteten Parallelen zwischen Futterpflanze (Tab. 14) und Ungenießbarkeit darauf hin, daß die Aufnahme und Speicherung von sekundären Pflanzenstoffen, wie z.B. PA, unter den Nachtfaltern die am weitesten verbreitete Form chemischen Schutzes ist. Die dadurch verbundene Abhängigkeit von bestimmten Futterpflanzen überbrücken einige Arten durch Polyphagie, treten dafür dann aber in großer Anzahl auf (Amsacta spp.), oder nehmen sie als Imago von absterbenden PA-haltigen Pflanzen auf (Rhodogastria spp., Nyctemera spp. und Digama spp.; Boppré 1986).

Die meisten dieser Arten besitzen die Fähigkeit zur Lauterzeugung, auch wenn die Menge gespeicherter toxischer Substanzen, und damit der chemische Schutz zwischen und innerhalb der einzelnen Arten unterschiedlich ist (palatability spectrum), was aus der Tatsache geschlossen wird, daß manche Arten nie, andere aber gelegentlich gefressen werden. Dies legt den Gedanken nahe, daß die Lauterzeugung und der chemische Schutz, wie sie in verschiedenen Nachtfalterfamilien (Arctiidae, Ctenuchidae, Hypsiidae und Lymantriidae) auftreten, bezüglich der Fledermäuse einen Ring akustischer Mimikry bilden, in dem Klicks oder Stridulationslaute dem Freßfeind Ungenießbarkeit signalisieren (vergl. Eisner 1970). Die Beobachtungen von Blest (1964) und Dunning (1968), daß auch genießbare Arctiiden klicken, wurden bereits in dieser Richtung interpretiert. Die Feststellung von Dunning und Roeder (1965), daß Fledermäuse die Laute von verschiedenen Faltern nicht unterscheiden konnten, stützt die Möglichkeit akustischer Mimikry. Während die Erörterung dieses Themas bisher auf die Arctiiden und Ctenuchiden beschränkt war, wird aufgrund der hier vorgestellten Daten vorgeschlagen, daß auch die Hypsiden und die Lymantriiden-Gattungen Euproctis und Porthesia, mit ihren Stridulationstönen, diesem Mimikryring angehören. Der Aufbau des hier vermuteten Mimikryringes sieht wie folgt aus: Nachtfalter aus verschiedenen Familien sind mehr oder weniger chemisch

geschützt, d.h. es findet sich unter ihnen die gesamte Variationsbreite von genießbar bis ungenießbar; die meisten dieser Arten produzieren Laute während des Fluges oder bei Störung. Diese Laute zeigen folgende Gemeinsamkeiten: es sind einzelne Klicks oder aus solchen zusammengesetzte Silben, sie sind relativ breitbandig und sie besitzen ihre Hauptenergie im Ultraschallbereich (Kapitel 3.5; Fullard und Fenton 1977). Extremfälle sind Arten, die ungenießbar sind, aber stumm (Argina spp.) und eigentlich genießbare Arten, die nur noch durch ihre Lautäußerungen vor Fledermäusen geschützt sind (Ansacta spp.). Innerhalb dieses Mimikryringes gibt es auch Arten, wie z.B. Rhodogastria astreus, die intraspezifisch das gesamte Genießbarkeitsspektrum zeigen (Automimikry). Ebenso wie die hier diskutierte Möglichkeit akustischer Mimikry konnte es parallel auch noch Mimikry mit olfaktorischen oder gustatorischen Signalen geben, denen auch Arten anderer bisher nicht genannter Familien (z.B. Agaristiden, Noctuiden und Pyraliden), die stumm aber trotzdem ungenießbar sind, angehören konnten. Der Vorteil dieser Mimikryringe liegt darin, daß durch die Verwendung ähnlicher Signale auf Familienebene und die dadurch mögliche weite Verbreitung von diesen der Jagddruck für das Individuum drastisch reduziert wird.

Die Lernfähigkeit der Fledermause ist grundlegende Voraussetzung für das Funktionieren des vorgeschlagenen akustischen Mimikryringes. Zwergfledermause (Pipistrellus pipistrellus) lernen schon nach wenigen Durchgängen kontaminierte Mehlwürmer mit rückgespielten Klicks zu assoziieren (Surlykke und Miller 1985) und Hipposideros bicolor lehnte nach dem dritten Tag der Futterversuche die Weibchen von Euproctis lunata ab (Kapitel 3.3.5). Die Fledermause lernen demnach sehr schnell Klicks mit Ungenießbarkeit gleichzusetzen. Aufgrund der im Jahresverlauf stark schwankenden Nahrungssituation (Abb. 3) und der bei den Futterversuchen gemachten Beobachtung, daß die Fledermause bei geringem Nahrungsangebot eher bereit sind auch sonst

ungenießbare Falter zu "probieren", wird vermutet, daß hungrige Fledermäuse während der Trockenzeit auch sonst abgelehnte Nachtfalter fangen und dabei den Mimikryring durchbrechen. Mit steigendem Insektenangebot stehen die Fledermäuse dann unter geringerem Erfolgszwang und gehen jeder fragwürdigen Beute, sprich klickende Nachtfalter, aus dem Weg. Da der chemische Schutz der Nachtfalter stark von der Verfügbarkeit bestimmter Pflanzen abhängt, die Vegetation aber während der Trockenzeit stark zurückgeht, ist zu erwarten, daß zu dieser Zeit üblicherweise ungenießbare Arten keinen chemischen Schutz besitzen. Saisonale Änderungen in der Akzeptanz bestimmter Nachtfalter-Arten sind also zu erwarten, wie dies die Ergebnisse der Fütterversuche bei Aegocera venulia (Tab. 7) andeuten.

5. Zusammenfassung

5.1 Insektenangebot

Das Insektenangebot wurde in Abständen von etwa einem Monat mit einer Lichtfalle in einem noch relativ ursprünglichen Biotop ("scrub jungle") erfaßt. Nach der Biomasse der gefangenen Insekten lassen sich zwei Jahreszeiten unterscheiden: die Trockenzeit (April bis August) mit geringem Nahrungsangebot für insektivore Fledermäuse und die Regenzeit mit der Postmonsunzeit (September bis März) mit hohem, aber zurückgehendem Insektenangebot. Dabei fällt auf, daß mit zunehmender Trockenheit vermehrt kleine Insekten auftreten (z.B. Staphilinidae). An dem ausgewählten Fangplatz waren die Nachtfalter (Lepidoptera, 35%) bezüglich der Biomasse im Jahresmittel die häufigste Insektenordnung, vor den Coleopteren (20%) und den Heteropteren (13%).

Nach den Anteilen am Trockengewicht sind die Grillen und Heuschrecken (Saltatoria) in der Trockenzeit die dominierenden Insekten (Anteil bis zu 60% am 31.05.85). Dagegen dominieren die Nachtfalter die Biomasse während und nach der Regenzeit (>85% am 05.01.86). Unter den Nachtfaltern schwankt der Anteil der hörfähigen Arten an der Anzahl pro Nacht zwischen etwa 30% Ende Mai und über 95% Anfang November.

5.2 Nahrungsanalyse

Über den Untersuchungszeitraum hinweg wurden im Abstand von je etwa zwei Wochen Kotproben von folgenden in Madurai häufigen Fledermaus-Arten gesammelt und analysiert: Taphozous kachhensis, T. melanopogon, Hipposideros speoris, H. bicolor und Rhinopoma hardwickei. Folgende Ordnungen flugfähiger Insekten wurden in den Kotproben gefunden (in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit): Saltatoria, Lepidoptera, Coleoptera, Heteroptera, Hymenoptera, Homoptera, Diptera, Isoptera, Odonata (Zygoptera), Dermaptera und Trichoptera.

Nicht flugfähige Beutetiere waren Raupen und Spinnen.

Während der Trockenzeit, von April bis etwa Ende Juli, dominieren Grillen in den Kotproben von T. melanopogon, H. speoris und H. bicolor. Bei T. kachhensis fanden sich in diesem Zeitraum neben Grillen auch Heuschrecken in den Kotproben, aber der Anteil der Saltatoria war insgesamt geringer als bei den drei zuerst genannten Arten.

Mit einsetzendem Monsun bzw. steigendem Nahrungsangebot ändern sich die Nahrungsgewohnheiten von T. melanopogon, H. speoris und H. bicolor. Der Anteil der Grillen in den Kotproben geht zurück, der der Nachtfalter steigt. Dieser Wechsel ist für T. melanopogon besonders deutlich. H. speoris ernährt sich während dieser Zeit (August bis Ende Februar) auch von Käfern (Coleoptera) und Mücken (Nematocera, Diptera), neben geringeren Mengen anderer Insekten. Die kleinere Schwester-Art H. bicolor fängt neben Nachtfaltern viele Käfer und auch nicht flugfähige Beutetiere, wie Raupen und Spinnen.

T. kachhensis und R. hardwickei zeigen keine deutlichen saisonalen Schwankungen in ihrer Nahrung und weisen das ganze Jahr über ein breites Beutespektrum auf. Die große T. kachhensis frißt auch während der Regenzeit viele Saltatoria, wobei der Anteil der Heuschrecken etwas höher ist als während der Trockenzeit. Häufige Beutetiere waren auch große Wasserkäfer (Hydrophilidae) und Ameisen (Geschlechtstiere, Hymenoptera), Nachtfalter traten dagegen selten auf. Bei R. hardwickei waren kleine Käfer die häufigste Beute, neben verschiedenen anderen kleinen Insekten, die in Abhängigkeit ihres Auftretens gefressen wurden. Nachtfalter und Grillen spielen fast keine Rolle in den Nahrungsgewohnheiten von R. hardwickei.

In der Trockenzeit, wenn das Insektenangebot gering ist, fressen vier der fünf untersuchten Fledermausarten

große Mengen an Grillen, die zu dieser Zeit relativ häufig sind. Während und nach dem Monsun, wenn das Insektenangebot groß ist, zeigen diese Arten, mit Ausnahme von T. kachhensis, eine deutliche Differenzierung ihrer Nahrungsgewohnheiten, die wohl eine deutliche Verringerung der Nahrungskonkurrenz zur Folge hat. Die Arten T. kachhensis und R. hardwickei zeigen keine deutlichen Nahrungspraferenzen, dafür aber einen deutlichen Unterschied in der Beutegröße die sie bevorzugen. Trotz unterschiedlicher Strategien oder Praferenzen wurden die Kotproben von H. speoris, H. bicolor und R. hardwickei am 05.11.85 von Termiten (Geschlechtstiere, Isoptera) dominiert.

5.3 Fütterversuche

Von den >191 an H. bicolor verfütterten Nachtfalter-Arten erwiesen sich 35 (18%) als ungenießbar und 10 (5%) als nur fakultativ genießbar. Fakultativ bedeutet in diesem Zusammenhang, daß die Falter zwar meist genießbar waren (>50% gefressene Individuen pro Art), aber aufgrund bestimmter Verhaltensweisen (z.B. Lauterzeugung) vor Fledermäusen geschützt sein können.

Von den 18 untersuchten Arctiiden-Arten waren 15 ungenießbar und drei fakultativ genießbar und von zwei Arten von Ctenuchiden wurde nur eine abgelehnt. Die auffällig gefärbten Hypsiden waren mit sieben Arten vertreten, von denen alle sieben als ungenießbar eingestuft wurden. Unter den >105 untersuchten Noctuidae-Arten wurde nur eine von H. bicolor abgelehnt, während von den zwei vertretenen Agaristidae-Arten eine fakultativ genießbar und die andere ungenießbar war. Unter den Lymantriiden fanden sich unerwartet viele Arten, die von H. bicolor abgelehnt wurden, es konnten aber nicht für alle Arten genügend Experimente durchgeführt werden. Von den 13 getesteten Arten sind schätzungsweise 8 ungenießbar und weitere drei fakultativ genießbar. Besondere Beachtung verdient dabei die Gattung

Euproctis, bei der die Männchen eher gefressen werden als die Weibchen. Weitere ungenießbare Arten fanden sich nur noch unter den Pyralidae (1) und den Mikrolepidopteren (1). Besonders große Falter, wie z.B. Sphingiden und Noctuiden mit einer Vorderflügelänge von >40 mm, konnten von H. bicolor nicht überwältigt werden, obwohl die Fledermäuse deutliches Interesse an diesen Faltern zeigten.

In den Insektenfängen hatten die ungenießbaren und fakultativ genießbaren Nachtfalter-Arten zusammen nur einen geringen Anteil an der Gesamtzahl der gefangenen Falter (<10%). Nur am 29.03.85, 05.02.86 und am 04.03.86 überschritt ihr Anteil die 10%-Marke. Ihr Anteil am Trockengewicht war dagegen oft etwas höher.

5.4 Gehör

Es wurden Audiogramme von 68 Arten aus neun Familien hörfähiger Nachtfalter (Agaristidae, Arctiidae, Drepanidae, Geometridae, Hypsidae, Lymantriidae, Noctuidae, Notodontidae und Pyralidae) gemessen. Mit Ausnahme der Lymantriidae und Notodontidae sind die Audiogramme der Nachtfalter recht einheitlich. Ihre BF liegen zwischen 20 und 65 kHz und die niedrigsten Antwortschwellen betragen 25 bis 47 dB SPL. Die BF der Lymantriidae streuen zwischen 20 und 130 kHz, während sie bei den Notodontidae auf 40 bis 60 kHz begrenzt sind. Die niedrigsten Antwortschwellen liegen für die Lymantriidae zwischen 38 und 53 dB SPL, bei den Notodontidae dagegen zwischen 43 und 59 dB SPL. Alle Audiogramme sind breit abgestimmt, mit Q_{10dB} Werten zwischen 0,2 und 2,2.

Die gemittelten Audiogramme der einzelnen Nachtfalter-Familien zeigen Unterschiede in ihren Antwortschwellen bei BF, die möglicherweise durch die Anzahl der Sinneszellen (A-Zellen) pro "Ohr" zu erklären sind. Die Drepanidae, Geometridae und Pyralidae, mit je vier A-Zellen, haben die niedrigsten Antwortschwellen, 33 - 36 dB SPL. Die mittleren

Antwortschwellen der Agaristidae, Arctiidae, Hypsidae, Lymantriidae und Noctuidae liegen zwischen 35 und 44 dB SPL, sie alle besitzen zwei A-Zellen pro "Ohr". Die höchste mittlere Antwortschwelle haben die Notodontidae - 51 dB SPL - mit nur je einer A-Zelle.

Mit einer Ausnahme ist das Gehör aller untersuchten Nachtfalter-Arten auf den unteren Ultraschallbereich (20 - 65 kHz) abgestimmt, den sechs von acht sympatrischen, insektivoren Fledermaus-Arten für die Echoortung benutzen. Lediglich die Audiogramme von Laelia exclamationis (Lymantriidae) zeigen einen Verlauf, der an ein Tuning auf die Echoortungslaute der beiden Hipposideros-Arten (135 und 155 kHz) denken läßt. Im Vergleich zu den anderen Familien besitzen die Pyralidae die empfindlichsten "Ohren" für den Frequenzbereich um 135 und 155 kHz, während die Noctuidae zwar bei 135 kHz noch gut hören, bei 155 kHz jedoch nur noch einzelne Exemplare Antwortschwellen unter 60 dB SPL aufweisen.

Ableitungen vom Nerv IIIN1b bei den nicht hörfähigen Familien Lasiocampidae und Cossidae zeigten keine Antwort auf akustische Reize. Bei zwei Bombycidae der Gattung Ocinera wurden dagegen reizkorrelierte Antworten zwischen 28 und 36 kHz ab einer Schallintensität von 93 dB SPL gemessen.

5.5 Lautäußerungen

Lautäußerungen wurden überwiegend bei ungenießbaren und fakultativ genießbaren Arten unter den Arctiden, Hypsiden und Lymantriiden gefunden und können deshalb als aposematische Signale verstanden werden. Für die Hypsiden und die Gattung Euproctis (Lymantriidae) waren Lautäußerungen bislang nicht bekannt. Die Lautäußerungen des Totenkopfschwärmers (Sphingidae) sind dagegen als Protestlaute einzustufen; bei den Lauten von Carea sp. (Noctuidae) könnte eine Funktion als intraspezifisches Signal vorliegen, da die

Lauterzeugung auf die Männchen beschränkt ist.

Die Laute der Nachtfalter bestehen aus kurzen Einzelpulsen (<1 ms, Klicks) oder aus Gruppen von solchen, die bei den Arctiiden mit den Tymbalorganen und bei den Hypsiden mit auf den Flügeln befindlichen Stridulationsorganen erzeugt werden. Der Mechanismus der Lauterzeugung konnte für die Gattung Euproctis (Lymantriiden) nicht ermittelt werden, ist aber mit dem Flügelschlag gekoppelt. Es kann unterschieden werden in Laute, die permanent, z.B. über den Flügelschlag, produziert werden und solchen, die nur bei direkten Interaktionen mit einer anfliegenden Fledermaus zu hören sind. Dabei ist auffällig, daß sehr kleine Arten nur dann klicken wenn die Fledermaus schon sehr nahe ist, größere Arten dagegen schon im freien Flug.

Mit der Ausnahme des Totenkopfschwärmers liegt die Schallenergie der Laute im Ultraschallbereich, zwischen 28 und 95 kHz. Soweit gemessen lag ihre Intensität zwischen 73 und 112 dB SPL, bei Einstellung 'peak hold' und einem Abstand von 3 cm zum Mikrophon.

6. Literaturverzeichnis

- Advani R (1980) Observations on feeding ecology and behaviour of Kutch sheath tailed bat, Taphozous kachhensis kachhensis in Rajasthan. Z angew Zool 67:279-285
- Advani R (1981a) Food and feeding ecology of the rat-tailed bat in the Rajasthan desert. Acta Theriol 26:269-272
- Advani R (1981b) Seasonal fluctuations in the feeding ecology of the Indian false vampire, Megaderma lyra lyra in Rajasthan. Z Säugetierk 46:90-93
- Advani R (1981c) Some observations on the feeding behaviour of the Indian pygmy pipistrelle, Pipistrellus mimus mimus, in the Rajasthan desert. Säugetierk Mitt 29:10-12
- Advani R (1981d) Feeding ecology and behaviour of the Dormer's bat, Pipistrellus dormeri dormeri (Dobson, 1875) in the Indian desert. Säugetierk Mitt 29:56-58
- Advani R (1982) Feeding ecology of Tadarida aegyptiaca thomasi in the Indian desert. Z Säugetierk 47:18-22
- Advani R (1983a) Observations on the seasonal variations in food composition and some behavioural patterns of Scotophilus h. heathi (Chiroptera: Vespertilionidae) in Rajasthan. Mammalia 47:215-219
- Advani R (1983b) Seasonal fluctuations in the diet composition of Rhinopoma hardwickei in the Rajasthan desert. Nyctalus 6:544-548
- Agee HR (1967) Response of acoustic sense cell of the bollworm and tobacco budworm to ultrasound. J Econ Ent 60:366-369
- Agee HR (1971) Ultrasound produced by wings of adults of Heliothis zea. J Insect Physiol 17:1267-1273
- Alexander RD (1967) Acoustical communication in arthropods. Ann Rev Ent 12:495-526
- Aplin RT, Benn MH, Rothschild M (1968) Poisonous alkaloids in the body tissues of the cinnabar moth (Callimorpha jacobaeae L.) Nature 219:747-748

- Arnold A (1983) Fledermausbeutereste aus dem Dachboden der Kirche Zschocken 1980/81. *Nyctalus* 6:549-552
- Autrum H (1940) Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden II. Das Richtungshören von *Locusta* und der Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustentyp. *Z vergl Physiol* 28:326-352
- Baily WJ (1978) Resonate wing systems in the Australian whistling moth Hecatesia (Agaristidae). *Nature* 272:444-446
- Bakus GJ (1981) Chemical defense mechanism on the great barrier reef, Australia. *Science* 211:497-499
- Barclay RMR (1985) Long versus short range foraging strategies of hoary (Lasiurus cinereus) and short-haired (Lasionycteris noctivagans) bats and the consequences for prey selection. *Can J Zool* 63:2507-2515
- Barclay RMR (1986) The echolocation calls of hoary (Lasiurus cinereus) and silver-haired (Lasionycteris noctivagans) bats as adaptations for long- versus short-range foraging strategies and the consequences for prey selection. *Can J Zool* 64:2700-2705
- Bauerova Z (1982) Contribution to the trophic ecology of the grey long-eared bat, Plecotus austriacus. *Folia Zool* 31:113-122
- Beebe W, Kenedy R (1957) Habits, palatability and mimicry in thirteen Ctenuchid moth species from Trinidad, B.W.I. *Zoologica NY* 42:147-160
- Belwood JJ, Fullard JH (1984) Echolocation and foraging behaviour of the Hawaiian hoary bat, Lasiurus cinereus semotus. *Can J Zool* 62:2113-2120
- Benn M, DeGrave J, Gnanasundersam C, Hutchins R (1979) Host-plant pyrrolizidine alkaloids in Nyctemera annulata Boisduval: their persistence through the life-cycle and transfer to a parasite. *Experientia* 35:731-732
- Bergomaz R, Boppré M (1986) A simple diet for rearing Arctiidae and other moths. *J Lep Soc* 40:131-137

- Bisset GW, Frazer JFD, Rothschild M, Schachter M (1960) A pharmacologically active choline ester and other substances in the garden tiger moth, Arctia caja (L.). Proc Roy Soc London B 152:255-262
- Black HL (1974) A north temperate bat community: Structure and prey populations. J Mammal 55:138-157
- Black HL (1979) Precision in prey selection by the trident-nosed bat (Cleotis percivali). Mammalia 43:53-58
- Blest AD (1957) The evolution of protective displays in the Saturnioidae and Sphingidae. Behaviour 11:257-310
- Blest AD (1964) Protective display and sound production in some New World arctiid and ctenuchid moths. Zoologica 49:161-181
- Blest AD, Collet TS, Pye JD (1963) The generation of ultrasonic signals by a New World arctiid moth. Proc R Soc London (B) 158:196-207
- Blum MS (1981) Chemical defences of arthropods. Academic Press
- Boppré M (1981) Adult Lepidoptera "feeding" at withered Heliotropium plants (Boraginaceae) in East Africa. Ecol Entomol 6:449-452
- Boppré M (1986) Insects pharmacophagously utilizing defense plant chemicals (Pyrrolizidine alkaloids). Naturwissenschaften 73:17-26
- Boppré M, Schneider D (1985) Pyrrolizidine alkaloids quantitatively regulate both scent organ morphogenesis and pheromone biosynthesis in male Cretonotos moths (Lepidoptera: Arctiidae). J Comp Physiol A 157:569-577
- Brower LP (1969) Ecological chemistry. Sci Am 220:22-29
- Brower LP (1984) Chemical defence in butterflies. In: The biology of butterflies (11. Symp Royal Ent Soc London), eds: Vane Wright RI, Ackery PR, Academic Press London, pp109-134
- Brower LP, Brower JVZ (1964) Birds, butterflies, and plant poisons: A study in ecological chemistry. Zoologica NY 49:137-159

- Brower LP, Ryerson WN, Coppinger LL, Glazier SC (1968)
Ecological chemistry and the palatability spectrum.
Science 161:1349-1351
- Busnel R-G, Dumortier B (1959) Vérification par des méthodes
d'analyse acoustique des hypothèses sur o'origine du
cri du Sphinx Acherontia atropos (Linné). Bull Soc ent
France 64:44-58
- Carpenter GD (1921) Experiments on the relative edibility of
insects, with special reference to their coloration.
Trans Ent Soc London 1-105
- Carpenter GD (1938) Audible emission of defensive froth by
insects. Proc Zool Soc London (A) 108:243-253
- Chase J (1981) Visually guided escape response in micro-
chiropteran bats. Anim Behav 29:708-713
- Collins CT, Watson A (1983) Field observations of bird
predation on neotropical moths. Biotropica 15:53-60
- Conner WE (1987) Ultrasound: its role in the courtship of
the arctiid moth, Cycnia tenera. Experientia
43:1029-1031
- Conner WE, Eisner T, VanDer Meer RK, Guerrero A, Meinwald J
(1981) Precopulatory sexual interaction in an arctiid
moth (Utetheisa ornatrix): Role of a pheromone derived
from dietary alkaloids. Behav Ecol Sociobiol 9:227-235
- Copsill GH (1939) Stridulation in Nymphalis io. Entomologist
London 72:268-270
- Coro F (1986) El órgano timpánico de Urania boisduvallis
(Lepidoptera: Uranidae). Cien Biol 15:3-16
- Coro F, Mojena O, Alonso N, Castellanos O (1986)
Direccionalidad horizontal del órgano timpánico en dos
especies de lepidópteros. Cien Biol 16:31-38
- Coro F, Pérez M (1983) Peripheral interaction in the
tympanic organ of moths. Naturwissenschaften 70:99-100
- Cott HB (1957) Adaptive coloration in animals. Methuen and
Co, Ltd, London
- Dahm KH, Meyer D, Finn WE, Reinhold V, Röller H (1971) The
olfactory and auditory mediated sex attraction in
Achroia grisella (Fabr.). Naturwissenschaften
58:265-266

- Dunning DC (1968) Warning sound of moths. *Z Tierpsychol* 25:129-138
- Dunning DC, Roeder KD (1965) Moth sounds and the insect catching behaviour of bats. *Science* 147:173-174
- Dussourd DE, Ubik K, Resch JF, Meinwald J, Eisner T (1984) Egg protection by parental investment of plant alkaloids in Lepidoptera. XVII Int Congr Ent Hamburg 840
- Eckrich M (1984) Das Insektenangebot in den Jagdbiotopen insektivorer Fledermäuse in der Umgebung von Madurai (Tamil Nadu, Südindien). Diplom-Arbeit Fakultät Biologie, Ludwig-Maximilians-Universität München
- Eckrich M, Neuweiler G (in Druck) Food habits of the sympatric insectivorous bats Rhinolophus rouxi and Hipposideros lankadiva from Sri Lanka. *J Zool London*
- Edwards H (1889) Notes on noises made by Lepidoptera. *Insect Life* 2:11
- Eisner T (1970) Chemical defense against predation in arthropods. In: *Chemical ecology*. eds Sondheimer E, Simeone JB. Academic Press New York, pp157-217
- Eggers F (1919) Das thorakale bitypanale Organ einer Gruppe der Lepidopteren (Heterocera). *Zool Jb (Anat)* 41:273-376
- Eggers F (1926) Beobachtungen über die Verknüpfung von Gehör und Fluchtinstitut bei Eulenschmetterlingen. *Schrift nat Verein Schleswig-Holstein* 17:325-333
- Fenton MB (1982) Echolocation, insect hearing and feeding ecology of insectivorous bats. In: *Ecology of bats*. ed Kunz TH. Plenum Press New York, pp261-285
- Fenton MB, Bell GP, Thomas DW (1980) Echolocation and feeding behaviour of Taphozous mauritanus (Chiroptera: Emballonuridae). *Can J Zool* 58:1774-1777
- Fenton MB, Boyle NGH, Harrison TM, Oxley DJ (1977) Activity patterns, habitat use and prey selection by some African insectivorous bats. *Biotropica* 9:73-85
- Fenton MB, Fullard JH (1979) The influence of moth hearing on bat echolocation strategies. *J Comp Physiol* 132:77-86

- Fenton MB, Fullard JH (1981) Moth hearing and feeding strategies of bats. *Am Sci* 69:266-275
- Fenton MB, Thomas DW (1980) Dry-season overlap in the activity patterns, habitat use and prey selection by sympatric African insectivorous bats. *Biotropica* 12:81-90
- Fenton MB, Roeder KD (1974) The microtymbals of some Arctiidae. *J Lepidopt Soc* 28:205-211
- Fletcher TB (1914) Some South Indian insects and other animals of importance. Government Press, Madras
- Forbes WT, Franclemont JG (1957) The striated band (Lepidoptera, chiefly Arctiidae) *Lepidopterists News* 11:147-150
- Frazer JFD, Rothschild M (1961) Defense mechanisms in warningly coloured moths and other insects. *Int Congr Ent* 11:249-256
- Freeman PW (1981) Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *J Mammal* 62:166-173
- Fullard JH (1977) Phenology of sound-producing arctiid moths and the activity of insectivorous bats. *Nature* 267:42-43
- Fullard JH (1982) Echolocation assemblages and their effects on moth auditory systems. *Can J Zool* 60:2572-2576
- Fullard JH (1984a) External auditory structures in two species of neotropical notodontid moths. *J Comp Physiol A* 155:625-632
- Fullard JH (1984b) Acoustic relationships between tympanate moths and the Hawaiian hoary bat (*Lasiurus cinereus semotus*). *J Comp Physiol A* 155:795-801
- Fullard JH (1984c) Listening for bats: pulse repetition rate as a cue for a defensive behavior in *Cycnia tenera* (Lepidoptera: Arctiidae). *J Comp Physiol A* 154:249-252
- Fullard JH, Barclay RMR (1980) Audition in spring species of arctiid moths as a possible response to differential levels of insectivorous bat predation. *Can J Zool* 58:1745-1750

- Fullard JH, Fenton MB (1977) Acoustic and behavioral analysis of the sound produced by some species of nearctic Arctiidae (Lepidoptera). Can J Zool 55:1213-1224
- Fullard JH, Fenton MB (1980) Echolocation signal design as a potential counter-countermeasure against moth audition. In: Animal Sonar Systems, eds Busnel RG and Fish JF, Plenum Publishing Corp, New York, p 899-900
- Fullard JH, Fenton MB, Furlonger CL (1983) Sensory relationships of moths and bats sampled from two Nearctic sites. Can J Zool 61:1752-1757
- Fullard JH, Fenton MB, Simmons JA (1979) Jamming bat echolocation: The clicks of arctiid moths. Can J Zool 57:647-649
- Fullard JH, Thomas DW (1981) Detection of certain African insectivorous bats by sympatric tympanate moths. J Comp Physiol 143:363-368
- Goldman LJ, Henson OW (1977) Prey recognition and selection by the constant frequency bat, Pteronotus parnellii. Behav Ecol Sociobiol 2:411-419
- Griffin DR (1944) Echolocation by blind men, bats and radar. Science 100:589-590
- Griffith LA, Gates JE (1985) Food habits of cave-dwelling bats in the central Appalachians. J Mammal 66:451-460
- Gould E (1978) Opportunistic feeding by tropical bats. Biotropica 10:75-76
- Guilford T, Nicol C, Rothschild M, Moore BP (1987) The biological roles of pyrazines: evidence for a warning odour function. Biol J Linn Soc 31:113-118
- Gwynne DT, Edwards ED (1986) Ultrasound production by genital stridulation in Syntonarcha iriastis (Lepidoptera: Pyralidae): Long distance signalling by male moths? Zool J Linn Soc 88:363-376
- Habersetzer J (1981) Adaptive echolocation sounds in the bat Rhinopoma hardwickei, a field study. J Comp Physiol 144:559-566

- Habersetzer J (1983) Ethoökologische Untersuchungen an echo-
ortenden Fledermäusen Südindiens. Diss FB Biologie
Universität Frankfurt/Main FRG
- Habersetzer J (1986) Vergleichende flügelmorphologische
Untersuchungen an einer Fledermausgesellschaft in
Madurai. Biona Report 5, ed W Nachtigall, pp75-104
- Habersetzer J, Marimuthu G (1986) Ontogeny of sounds in the
echolocating bat Hipposideros speoris. J Comp Physiol A
158:247-257
- Habersetzer J, Schuller G, Neuweiler G (1984) Foraging
behavior and Doppler shift compensation in echolocating
hipposiderid bats, Hipposideros bicolor and
Hipposideros speoris. J Comp Physiol A 155:559-567
- Hannemann HJ (1956) Über ptero-tarsale Stridulation und
einige andere Arten der Lauterzeugung bei Lepidopteren.
Deut Entomol Z NF 3:14-27
- Hannemann HJ (1957) Der Stridulationsapparat von
Platagastris tetrapleura Meyr. (Lepidoptera:
Agaristidae). Zool Anzeiger 159:304-306
- Haskell PT (1961) Insect sounds. Witherby LTD, London
- Haskell PT (1974) Sound production. In: The physiology of
Insecta. Vol II. ed. Rockstein M, Academic Press New
York, pp353-410
- Haskell PT, Belton P (1957) Electrical responses of certain
lepidopterous tympanal organs. Nature 177:139-140
- Henson OW, Bishop A, Keating A, Kobler J, Henson M, Wilson
B, Hansen R (1987) Biosonar imaging of insects by
Pteronotus p. parnellii, the mustached bat. Nat Geogr
Res 3:82-101
- Huber F (1962) Central nervous control of sound production
in crickets and some speculations on its evolution.
Evolution 16:429-442
- Huheey JE (1984) Warning coloration and mimicry. In:
Chemical ecology of insects. eds. Bell WJ, Cardé RT,
Chapman & Hall Ltd. pp257-297
- Johnson CG (1957) The distribution of insects in the air and
the empirical relation of density to height. J Anim
Ecol 26:479-494

- Kay RE (1969) Acoustic signaling and its possible relationship to assembling and navigation in the moth Heliothis zea. J Insect Physiol 15:989-1001
- Kennel J von, Eggers F (1933) Die abdominalen Tympanalorgane der Lepidopteren. Zool Jb (Anat) 57:1-104
- Kruger P (1913) Über das Stridulationsorgan und die Stridulationstöne der Nonne Lymantria monacha L. Zool Anzeiger 41:505-512
- Laboulbene A (1864) Sur l'organe musical de la Chelonia pudica. Ann Soc Ent Fr 4:689-704
- Lane C (1957) Preliminary note on insects eaten and rejected by a tame shama (Kittacincla malabarica Gm.), with the suggestion that in certain species of butterflies and moths females are less palatable than males. Ent Mon Mag 93:172-179
- Lawrence BD, Simmons JA (1982) Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. J Acoust Soc Am 71:585-590
- LaVal RK, LaVal ML (1980a) Prey selection by a Neotropical foliage-gleaning bat, Micronycteris megalotis. J Mammal 61:327-330
- LaVal RK, LaVal ML (1980b) Prey selection in the slit-faced bat Nycteris thebaica (Chiroptera: Nycteridae) in Natal, South Africa. Biotropica 12:241-246
- Link A, Marimuthu G, Neuweiler G (1986) Movement as a specific stimulus for prey catching behaviour in rhinolophid and hipposiderid bats. J Comp Physiol A 159:403-413
- Lovatt E (1881) Stridulation in Arctia caja. Entomologist 14:178
- Marimuthu G, Neuweiler G (1987) The use of acoustical cues for prey detection by the Indian false vampire bat, Megaderma lyra. J Comp Physiol A 160:509-515
- Marsh N, Rothschild M (1979) Aposematic and cryptic Lepidoptera tested on the mouse. J Zool London 174:89-122

- Masters WM (1979) Insect disturbance stridulation: Its defensive role. *Behav Ecol Sociobiol* 5:187-200
- Michelsen A (1974) Hearing in invertebrates. In: *Handbook of sensory physiology. Auditory systems Vol V/I*, eds Keidel WD, Neff WD Springer Verlag Heidelberg. pp389-422
- Miller LA (1982) The orientation and evasive behavior of insects to bat cries. In: *Exogenous and endogenous influences on metabolic and neuronal control Vol I*. eds Addink ADF, Spronk N. Pergamon Press Oxford, pp393-405
- Miller LA (1983) How insects detect and avoid bats. In: *Neurobiology and behavioral physiology*. eds Huber F, Markl H Springer Verlag Berlin pp250-266
- Miller LA, Olesen J (1979) Avoidance behavior in green lacewings: I. Behavior of free flying green lacewings to hunting bats and ultrasound. *J Comp Physiol* 131:113-120
- Mohl B, Miller LA (1976) Ultrasonic clicks produced by the peacock butterfly; a possible bat-repellent mechanism. *J Exp Biol* 64:639-644
- Müller R (1970) Lichtfang-Geräte. *Ent Z* 80:181-194
- Neuweiler G (1983) Echolocation and adaptivity to ecological constraints. In: *Neuroethology and behavioral physiology*. eds. Huber F, Markl H, Springer Verlag Berlin, pp280-302
- Neuweiler G (1984) Foraging, echolocation and audition in bats. *Naturwissenschaften* 71:446-455
- Neuweiler G, Satpal Singh, Sripathi K (1984) Audiograms of a South Indian bat community. *J Comp Physiol A* 154:133-142
- Nolen TG, Hoy RR (1986) Phonotaxis in flying crickets: I. Attraction to the calling song and avoidance of bat-like ultrasound are discrete behaviors. *J Comp Physiol A* 159:423-439
- Nüesch H (1957) Die Morphologie des Thorax von Telea polyphenus Cr. (Lepidoptera). II. Nervensystem *Zool Jb (Anat)* 75:615-642

- Obst CH, Schmidt U (1976) Untersuchungen zum Riechvermögen von Myotis myotis. Z Säugetierk 41:101-108
- Paul DH (1974) Responses to acoustic stimulation of thoracic interneurons in noctuid moths. J Insect Physiol 20:2205-2218
- Pérez M, Zhantiev RD (1976) Functional organization of the tympanal organ of the flour moth, Ephestia kuehniella. J Insect Physiol 22:1267-1273
- Peter K (1912) Versuche über das Hörvermögen eines Schmetterlings (Endrosa v. ramosa). Biol Zentralbl 32:724-731
- Phillips WWA (1931) The food of the Ceylon slender loris (Loris tardigradus) in captivity. Spol Zeylanica 16:205-208
- Portilla N, Coro F, Otazo A, Pérez M, Alonso N (1987) Mating behavior and auditory information flow in an arctiid moth. Naturwissenschaften 74:503-505
- Poulton EB (1932) Feeding experiments with Lepidoptera conducted by WWA Phillips on a Ceylon lemur. Proc Ent Soc London 7:32-35,49-50
- Prakash J (1959) Foods of the Indian false vampire. J Mammal 40:545-547
- Rabinowitz AR, Tuttle MD (1982) A test of validity of two currently used methods of determining prey preferences. Acta Theriol 27:283-293
- Richter G, Storch G (1980) Beiträge zur Ernährungsbiologie eozäner Fledermäuse aus der "Grube Messel". Natur u Museum 110:353-367
- Robinson GS, Robinson H (1972) Genital stridulation in male Psilogramma jordana Bethune-Baker (Lepidoptera: Sphingidae). Ent J Var 84:231-215 +1pl.
- Roeder KD (1962) The behaviour of free flying moths in the presence of artificial ultrasonic pulses. Anim Behav 10:300-304
- Roeder KD (1967) Turning tendency of moths exposed to ultrasound while stationary flight. J Insect Physiol 13:873-888

- Roeder KD (1974) Responses of the less sensitive acoustic sense cells in the tympanic organ of some noctuid and geometrid moths. *J Insect Physiol* 20:55-66
- Roeder KD, Treat AE (1957) Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *J Exp Zool* 134:127-158
- Roeder KD, Treat AE (1961) The detection and evasion of bats by moths. *Am Sci* 49:135-148
- Roeder KD, Treat AE, Vandeberg JS (1970) Distal lobe of the pilifer: an ultrasonic receptor in choerocampine hawkmoths. *Science* 170:1098-1099
- Rothschild M (1961) Defensive odours and Müllerian mimicry among insects. *Trans Royal Ent Soc London* 113:101-121
- Rothschild M (1964) A note on the evolution of defensive and repellent odours of insects. *Entomologist* 97:276-280
- Rothschild M (1967) Mimicry: The deceptive way of life. *Natur Hist* 76:44-51
- Rothschild M, Cockrum PA, Edgar TA, Fairweather P, Lees R (1979) Pyrrolizidine alkaloids in arctiid moths (Lepidoptera) with a discussion of host plant relationships and the role of these secondary plant substances in the Arctiidae. *Biol J Linn Soc* 12:305-326
- Rothschild M, Kellet DN (1972) Reaktionen of various predators to insects storing heart poisons (cardiac glycosides) in their tissues. *J Ent A* 46:103-110
- Rothschild M, Reichstein T, Euv J von, Aplin R, Harman RRM (1970) Toxic Lepidoptera. *Toxicon* 8:293-299
- Rübsamen R, Neuweiler G, Sripathi K (in Vorbereitung) Comparative collicular tonotopy in two bat species adapted to movement detection, Hipposideros speoris and Megaderma lyra.
- Sales G, Pye D (1974) Ultrasonic communication by animals. 4. Countermeasures by insects. Chapman & Hall, London pp71-97
- Schaller F, Timm C (1950) Das Hörvermögen der Nachtschmetterlinge. *Z vergl Physiol* 32:468-481
- Schmidt U (1975) Vergleichende Riechschwellenbestimmung bei neotropischen Chiropteren. *Z Säugetierk* 40:269-298

- Schmidt U, Greenhall AM (1971) Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermäuse. *Z vergl Physiol* 74:217-226
- Schneller G (1980) Hearing characteristics and Doppler shift compensation in South Indian CF-FM bats. *J Comp Physiol* 139:349-356
- Seitz A (1912-34) *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Alfred Kernen Verlag Stuttgart
- Sick H (1937) Die Tymapanalorgane der Uraniden und Epipleminen. *Zool Jb Anat* 63:351-398
- Spangler HG (1986) Functional and temporal analysis of sound production in Galleria melonella L. (Lepidoptera: Pyralidae). *J Comp Physiol A* 159:751-756
- Spangler HG (1988) Moth hearing, defense, and communication. *Ann Rev Entomol* 33:59-81
- Spangler HG (in Druck) Ultrasonic communication in Corcyra cephalonica (Stainton) (Lepidoptera: Pyralidae). *J stored Prod Res*
- Spangler HG, Greenfield MB, Takessian A (1984) Ultrasonic mate calling in the lesser wax moth. *Physiol Ent* 9:87-95
- Stonesan MG, Fenton MB (1986) Startling foraging bats: The clicks of arctiid moths. *Animal Sonar Systems* Helsingor Symposium
- Strasburger E (1978) *Lehrbuch der Botanik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart New York
- Subbareaj R, Chandrashekarar MY (1977) "Rigid" internal timing in the circadian rhythm of flight activity in a tropical bat. *Oecologia* 29:341-348
- Suga N (1961) Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths. *Japanese J Physiol* 11:666-677
- Surlykke A (1984) Hearing in notodontid moths: a tympanic organ with a single auditory neuron. *J Exp Biol* 113: 323-335
- Surlykke A (1986) Moth hearing on the Faeroe Islands; an area without bats. *Physiol Ent* 11:221-225
- Surlykke A, Gogala M (1986) Stridulation and hearing in the noctuid moth Thecophora fovea (Tr.) *J Comp Physiol A* 159:267-273

- Surlykke A, Miller LA (1985) The influence of arctiid moth clicks on bat echolocation: jamming or warning? *J Comp Physiol A* 156:831-843
- Swift SM, Racey PA (1983) Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *J Zool London* 200:249-259
- Taylor LR (1960) The distribution of insects at low levels in the air. *J Anim Ecol* 29:45-63
- Taylor LR, Brown ES (1972) Effects of light-trap design and illumination on samples of moths in the Kenya highlands. *Bull Ent Res* 62:91-112
- Usman K (1981) Ecological and ethological studies on the insectivorous bat, Rhinopoma hardwickei hardwickei Gray, 1831. PhD Thesis Madurai Kamaraj University, Madurai, India
- Usman K, Habersetzer J, Subbaraj R, Gopalkrishnaswamy G, Paramanandam K (1980) Behaviour of bats during a lunar eclipse. *Behav Ecol Sociobiol* 7:79-81
- Vestjens WJM, Hall LS (1977) Stomach contents of forty-two species of bats from the Australasian region. *Austr Wildl Res* 4:25-35
- Wakamura S (1977) Sound production of the male moth of Agrotis fucosa Butler (Lepidoptera: Noctuidae) during courtship behavior. *Appl Entomol Zool* 12:202-203
- Warner RM (1985) Interspecific and temporal dietary variation in an Arizona bat community. *J Mammal* 66:45-51
- Watson A (1975) A reclassification of the Arctiidae and Ctenuchidae formerly placed in the Thyretid genus Automolis Hubner (Lepidoptera). With notes on warning coloration and sound. *Bull Brit Mus (Nat Hist) Entomol Suppl* 25:3-104
- Webster FA, Durlach NI (1963) Echolocation systems of the bat. Massachusetts Institute of Technology, Lincoln Laboratory, Lexington, Massachusetts
- Whitaker JO, Black HL (1976) Food habits of cave bats from Zambia, Africa. *J Mammal* 57:199-204

- Waltaker JO, Findley JS (1980) Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. J Mammal 61:540-544
- Yager DD, Hoy RR (1986) The cyclopean ear: A new sense for the praying mantis. Science 231:727-729

L E B E N S L A U F

MICHAEL Adolf ECKRICH

- 24.12.1957 geboren in Klein-Auheim (jetzt Hanau 8, Hessen)
als zweites Kind von Eberhard Eckrich und seiner
Frau Irma Eckrich, geborene Selbitschka
- 1964-1968 Volksschule, Friedrich-Ebert Schule, Klein-Auheim
- 1968-1970 Förderstufe, Eppstein Schule, Steinheim/M.
- 1970-1977 Gymnasium, Friedrich-Ebert Schule, Mühlheim/M.,
- 29.06.1977 Abitur
- 1977-1978 Ableistung des Grundwehrdienstes
- WS 1978/79 Biologiestudium an der Johann-Wolfgang-Goethe-
Universität in Frankfurt am Main
- WS 1981/82 Studienortwechsel an die Ludwig-Maximilians-
Universität nach München
- Feb. 1984 Abschluß des Studienganges Diplom-Biologie. Thema der
Diplomarbeit: "Das Insektenangebot in den Jagdbiotopen
insektivorer Fledermäuse in der Umgebung von Madurai
(Tamil Nadu, Südindien)."
- März 1984 Wiss. Angestellter an der Universität München, im
Rahmen des SFB 204 (Gehör). Beginn der Promotion.
- 1985-1986 Aufenthalt an der Madurai Kamaraj University, Madurai,
Indien, im Rahmen der Promotionsarbeit.
- Jan. 1988 Abschluß der Promotionsarbeit

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. G. Neuweiler für die Überlassung des Themas sowie Prof. Dr. M. K. Chandrashekar und Prof. Dr. S. Krishnaswami, Vice Chancellour der Madurai Kamaraj University, für die großzügige Bereitstellung der Ausrüstung und der Räumlichkeiten an der Kamaraj Universität in Madurai. Zu besonderem Dank bin ich Herrn Prof. Dr. D. Schneider, MPI Seewiesen, und Herrn Prof. Dr. M. Boppré, Forstzoologisches Institut der Universität Freiburg, verpflichtet, die mich während der gesamten Arbeit durch anregende Diskussionen und materielle Hilfe unterstützten.

Mein besonderer Dank gilt Dr. K. Sripathi, Dr. G. Marimuthu und Dr. N. Visvanathan für ihre Hilfe und die permanente psychologische Unterstützung. Frau B. Königbauer danke ich für die Hilfe bei einem wichtigen Teil der Verhaltensexperimente, Herrn Dr. W. Dierl, Zoologische Staatssammlung München, für die Hilfe bei der Bestimmung des gesammelten Faltermaterials, Frau Dr. A. Surlykke, Odense University, Danemark, für die Anleitung zu den Audiogrammen, Frau H. Tscharncke für die Hilfe bei den Photoarbeiten und den Mitgliedern der Arbeitsgruppe für Diskussionsbeiträge.

Für mündliche/schriftliche Diskussion danke ich Hon. Miriam Rothschild, Oxford, England, Prof. Dr. F. Coro, Habana University, Kuba, Dr. H. G. Spangler, Carl Hayden Bee Research Center, Tucson, USA und Dr. D. D. Yager, Cornell University, Ithaca, USA.

Diese Arbeit entstand im Rahmen des SFB 204 München.

Die Arbeit wurde von mir selbständig und unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel durchgeführt.

